АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ТОМ XXVIII

4

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1943 ЛЕНИНГРАД

Ботанический журнал СССР том 28 (1943) № 4

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Б. Н. Городков. Полярные пустыни острова Врангеля 127

К. Н. Игошина. Остатки широколиственных ценозов среди пихтово-еловой тайги Среднего Урала 144

Н. Я. Кац. На пути к познанию структуры лесных фитоценозов . . 156

Journal Botanique de l'URSS Tome 28 (1943) № 4

SOMMAIRE

Page

B. N. Gorodkov. Déserts polaires de l'île Wrangell 142

K. N. Igochina. Les restes des cénoses forestières au milieu de la taïga de sapins-épicéas de l'Oural Central 154

N. J. Katz. Sur la voie de la connaissance de la structure des cénoses forestières 170

Адрес редакции:

Москва, Моховая 9, корп. 8, Московское общество испытателей природы.
Редакция Ботанического журнала СССР

ТОМ 28 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1943 № 4
TOME 28 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1943 № 4

Б. Н. ГОРОДКОВ

Полярные пустыни острова Врангеля

(Получено 28. II 1943)

Автор в 1938 г. в составе экспедиции Академии Наук СССР посетил остров Врангеля. В течение одного месяца (августа) пребывания удалось обследовать отдельные районы южного, восточного и северного побережий и сделать два пересечения острова с севера на юг и с юга на северо-восток.

К характерным особенностям приполярных стран принадлежит обострение борьбы за существование. При этом, по сравнению с более южными странами с их достаточно теплым и влажным климатом, где борьба со средой отходит на второй план, а в основном проявляется соревнование организмов, в Арктике воздействие внешней среды выступает необычайно резко, особенно в зоне полярных пустынь (Дарвин). В этой зоне, понятно, взаимодействие живых организмов не исключается, но оно второстепенно и нередко проявляется не столько в соревновании, сколько во взаимном или одностороннем благоприятствовании, что является также особой формой борьбы за существование.

С внешней стороны решительное преобладание воздействий среды на развитие почвенно-растительного покрова в зоне полярных пустынь выражается в разорванности этого покрова, иногда в почти полном его уничтожении. В тундровой зоне почвенно-растительный покров, как правило, уже сомкнут. Учитывая соотношение борьбы с природной средой и взаимного соревнования организмов, выраженное внешне в степени сомкнутости, сложности и флористическом составе почвенно-растительного покрова, мы получаем возможность наметить границу между климаксами зон полярных пустынь и тундровой. Остров Врангеля находится в зоне полярных пустынь на ее южной окраине.

С точки зрения Вильямса, арктические почвы и растительность обладают примитивными признаками из-за своей молодости, потому что северные пространства суши лишь недавно освободились от ледникового покрова. Такими молодыми, даже еще не успевшими развить сомкнутый почвенно-растительный покров с ледникового времени, считает, например, пятнистые тундры Урала Говорухин. Наоборот, Сочава полагает, что разорванность тундрового почвенно-растительного покрова есть естественное следствие старческих стадий его современного развития.

Мы считаем, что нарушенность почвенно-растительного покрова Арктики может быть разного происхождения и разного возраста, что отмечал еще Сукачев. Принять положение Вильямса о примитивности и молодости почв и растительности Арктики нам мешает то обстоятельство, что в настоящее время не подлежит никакому сомнению былое отсутствие ледникового покрова на огромных пространствах севера Америки и Азии, почему восточно-азиатские тундры оказываются гораздо более древними, чем леса и торфяники на севере Европы и Западной Сибири. Между тем почвы и растительность северо-восточной азиатской Арктики по степени своего развития мало отличаются от действительно молодых тундровых пространств запада Евразии.

Представления о пятнообразовании, как об определенных возрастных стадиях в развитии почвенно-растительного покрова тундр, также неправильны, потому что не учтены особо сильные воздействия стихий Арктики на земную поверхность.

Разорванность почвенно-растительного покрова Арктики свойственна разновозрастным образованиям ее и является следствием разнообразных внешних причин: снежной шлифовки, выпячивания поверхности от вновь образующихся скоплений льда на небольшой глубине, размыва, сплывания на склонах пропитанной почвы, выбивания оленями и других причин. К категории внешних деятелей следует отнести и недостаток азотистых соединений, которым объясняет разреженность травянистого яруса на каменистых полярных пустынях Россель (Russell). Особенно большое значение в зоне полярных пустынь с ее слабым снежным покровом зимой, с ее сильными ветрами и снежными метелями, с ее бурными водными потоками весной имеют три первые из перечисленных агентов. Морозная трещиноватость грунтов, широко развитая в Арктике, также принимает участие в формировании некоторых типичных ландшафтов Арктики, как, например, полигональных пустынь или так называемых полигональных тундр.

В результате всех специфических условий Арктики в пределах ее развились весьма своеобразные ландшафты с особыми растительными и животными формами, обладающими чертами достаточной древности. Никак нельзя согласиться с тем, что флора и растительность Арктики совсем молоды, как это полагают Энглер (Engler), Литвинов, Толмачев. Особенно, принимая положение о смещении полюсов или материков по отношению полюсов, т. е. принимая искони существующими суровые условия в приполюсных местностях Земли, мы обязательно должны притти к выводу о древности специализированных арктических флор и фаун и приписать им по крайней мере третичный возраст (Тугаринов).

Признавая древность арктических организмов и их сообществ, мы должны неминуемо обратить внимание на северо-восток Азии и северо-запад Америки как на пространство, где еще в третичное время могли возникнуть арктические флора и фауна и сохраниться до наших дней. Эта древняя суша — Берингия — в настоящее время расчленена морской трансгрессией на отдельные участки, подвергшиеся воздействию миграций с юга в послеледниковое и межледниковое времена. Расчленение суши и миграции сильно изменили прежние соотношения живых организмов, но не могли в полной мере уничтожить древнейшие арктические формы, особенно в тех местах, где не было сплошного ледникового покрова. Наиболее заманчивыми для биогеографа оказываются былые северные части Берингии, на которых ледниковый период в силу значительной континентальности климата этой замкнутой с юга горами страны (Simmons, С. Обручев) отразился меньше всего и куда с юга не мог проникнуть поток мигрантов, упершись в возникшие морские преграды. Такой территорией следует считать остров Врангеля.

Четвертичное оледенение острова Врангеля вызывало сомнение в связи с исследованиями американских геологов на северо-западе Американского континента и на Канадском архипелаге, где оно было лишь на высоких горах. Флористические изыскания Фернальда (Fernald) подтвердили мнение геологов. Отсутствие значительного ледникового покрова на северо-востоке Азии в свою очередь, следуя Фернальду, утверждает и Толмачев. Марков, член экспедиции Академии Наук СССР, не обнаружил ледниковых форм рельефа на острове Врангеля, несмотря на достаточные высоты. Современная флора также подтверждает отсутствие былого оледенения. После этих независимых выводов геоморфолога и ботаника значение острова Врангеля как обломка Берингии, сохранившего его древние арктические флору и фауну, сделалось еще более существенным для географов.

Остров Врангеля по строению своей поверхности может быть разделен на две неравные части: южную — гористую и северную — равнинную. На южном побережье горы то вплотную подходят к морю, то отделяются узкой полосой древней абразионной платформы в несколько километров шириной. Ширина северной абразионной платформы, носящей название Тундры Академии Наук, достигает двух десятков километров. Кайма обширных лагун и отсутствие молодых морских отложений на прибрежных равнинах свидетельствуют о продолжающемся погружении острова. То, что остров Врангеля когда-то был частью обширной суши, подтверждается широкими долинами его рек, не гармонирующими с современными маловодными реками, долинами, представляющими, по мнению Маркова, лишь обрывки долин рек былого материка.

Горы острова Врангеля, разделенные широкими продольными долинами, протянулись тремя цепями с запада на восток. Наиболее высока центральная цепь, отдельные вершины которой достигают 1000 м. Наиболее гориста западная часть острова, сложенная мезозойскими глинистыми сланцами, местами прорванными выходами гранитов. Последние и слагают, наивысшие точки острова. Восточная половина представляет плато, едва достигающее 250 м. Оно сложено теми же сланцами и палеозойскими песчаниками. В центре острова, на границе между гористой западной частью с резкими формами рельефа и полого-холмистой восточной, на дневную поверхность выходят известняки. Узкая абразионная платформа на южном побережье острова сложена глинистыми сланцами и прикрыта сверху тонким слоем современных дилювиальных и аллювиальных наносов.

Тундра Академии Наук обладает весьма плоским рельефом с высотами не более 50 м. Эта равнина расчленена слабо врезанными и неширокими долинами небольших рек, стекающих с гор. Коренные породы, повидимому, находятся неглубоко, потому что местами, даже у самого берега моря, выступают россыпи глинистых сланцев из-под пресноводных галечных и песчано-глинистых наносов.

Расчлененный рельеф и грубость щебенчатых продуктов выветривания не способствуют заболачиванию гористых площадей острова. Наоборот, плоская равнина Тундры Академии Наук, сложенная рыхлыми наносами, скованными на незначительной глубине вечной мерзлотой, сильно заболочена. Отчасти по этой причине почвенно-растительные условия в горах и на равнине очень различны. Монотонные, пропитанные водой полигональные пустыни равнины на севере острова Врангеля сразу сменяются довольно разнообразными по растительности и достаточно дренированными горными местностями южной, большей части острова.

Для горной части острова характерно широкое распространение первых продуктов разрушения от мороза и воды каменных пород, представленных грубыми обломочными россыпями из остроугольных камней до 2 м в поперечнике. Такие каменные россыпи почти сплошь покрывают крутые склоны, из-под них лишь местами выступают разбитые трещинами скалы. Когда россыпи по мере разрушения переходят в щебенчатые потоки, они нередко едва держатся и катятся вниз под ногами целой лавиной. Весной, в период оттаивания снежных наносов, цементирующих зимой россыпи, обрушиваиие камней и сползание более мелкой щебенки происходят в особенно сильной степени. Меньшим распространением молодые каменные россыпи пользуются на равнинах и плоскогорьях, где выходы коренных пород реже.

Плоскохолмистые плоскогорья восточной окраины обладают ландшафтными признаками, средними между гористой и низменной частями.

Цветковые на острове Врангеля не поднимались выше 700 м. Последними были *Saxifraga cernua* и *Chrysosplenium Beeringianum*. На горах, сложенных легко выветривающимися сланцами, цветковые, вероятно, идут выше, но на нашем пути не было высоких сланцевых гор. В Гренландии верхний предел цветковой растительности под 68° с. ш. доходит до 1000 м, а на северном Шпицбергене, под 80° с. ш., до 500 м (Scholander). На полигональных пустынях высоких сланцевых террас острова Врангеля, на высоте около 650 м над уровнем моря, бывала еще довольно богатая цветковая растительность. На высотах мало также мхов, за исключением *Rhacomitrium hypnoides.* Зато лишайники, как накипные, так и кустистые и слоевищные, достигают наибольших высот острова Врангеля. Их мало лишь на непрочных россыпях склонов. Существованию лишайников способствует постоянная облачность на высотах, увлажняющая камни, а захирению мхов и сосудистых содействуют постоянно отрицательные температуры на высотах, где даже в редкие солнечные дни лета она положительна лишь близ самой поверхности почвы.

Кроме полярных пустынь (климакса зоны полярных пустынь) на острове Врангеля, в силу его южного положения, существуют также тундры (климакс тундровой зоны), моховые болота (сообщества лесной зоны), снеговые растительные сообщества (климакс севера зоны полярных пустынь и верхнеальпийского пояса гор) и некоторые другие. Все эти типы растительности отражают не только историю развития растительного покрова острова Врангеля, но и характеризуют его современные местные физико-географические условия, подчиняясь могущественному воздействию современного климата и имея явные черты климакса, свойственного зоне полярных пустынь. По этой причине иногда становится трудным установить на месте принадлежность того или другого растительного сообщества [1] к определенному типу растительности, но при детальном анализе это обычно удается сделать с достаточной достоверностью.

При описании растительности острова Врангеля мы воспользуемся нижеследующей классификационной [2] схемой, доведя ее лишь до групп ассоциаций в силу недостатка места и малого фактического материала из зоны полярных пустынь. В этой схеме наиболее полно представлено разнообразие растительности полярных пустынь, вероятно исчерпывающе для всей крайней Арктики, а из других типов растительности (климаксов) взяты лишь те группы ассоциаций, которые встречаются на острове Врангеля (см. примечание 1 в конце статьи).

А. Тип растительности (климакс растительности зоны) — полярные пустыни. Формы проявления их — формации (серии стадий климакса в зависимости от местных условий среды).

I. Формация — лишайниковые полярные пустыни. Сукцессионные стадии — группы ассоциаций:

1. Лишайниковая растительность каменных россыпей.
2. Каменисто-лишайниковые полярные пустыни.
3. Лишайниково-моховые полигональные пустыни.

II. Формация — щебенчато-глинистые полярные пустыни. Группы ассоциаций ее:

1. Печеночниковые полярные пустыни.
2. Травянистые полярные пустыни.
3. Моховые полигональные пустыни.

III. Формация — полигональные полярные пустыни. Группы ассоциаций ее:

1,2. Лишайниковая растительность каменных россыпей, печеночниковые полярные пустыни.
3,4. Каменисто-лишайниковые полярные пустыни, травянистые полярные пустыни.
5. Лишайниковые полигональные пустыни.
6. Лишайниково-моховые полигональные пустыни.
7. Моховые полигональные пустыни.
8. Онкофоровые полигональные пустыни.

IV. Формация — снеговые полярные пустыни. Группы ассоциаций ее:

1. Лишайниково-травянистые снеговые полярные пустыни.
2. Мохово-травянистые снеговые полярные пустыни.
3. Травянистые снеговые полярные пустыни.

Б. Тип растительности — тундры.

I. Формация — лишайниковые тундры. Группы ассоциаций ее:

1. Лишайниковая растительность каменных россыпей (одинакова с исходной стадией полярных пустынь).
2. Травянистые алекториевые тундры.
3. Кустарничковые лишайниковые тундры.

В. Тип растительности — моховые болота.

I. Формация — гипновые болота. Группы ассоциаций ее:

1. Растительность арктических пресных водоемов.
2. Арктические гипновые болота.
3,4. Арктические гипново-сфагновые болота, моховые полигональные пустыни.

II. Формация — сфагновые болота. Группы ассоциаций ее:

---

[1] Автор статьи в дальнейшем всюду употребляет этот устаревший термин вместо современного — фитоценоз. *Редакция.*

[2] Классификация автора, по мнению редакции, спорна.

1,2. Арктические гипновые болота, онкофоровые полигональные пустыни.
3. Арктические гипново-сфагновые болота.
4, 5. Моховые полигональные пустыни, лишайниково-моховые полигональные пустыни.

Г. Тип растительности — травянистые ковры и луга.

I. Формация — арктические травянистые ковры.

Д. Тип растительности — поемные луга.

I. Формация — солончаковатые поемные луга (марши). Группы ассоциаций ее:
1. Бесплодные приморские галечники и мелкоземистые наносы Арктики.
2. Арктические солончаковатые поемные луга.

II. Формация — приречные поемные луга. Группы ассоциаций ее:
1. Бесплодные приречные галечники и мелкоземистые наносы Арктики.
2. Арктические поемные луга.

Е. Тип растительности—прикрепленная растительность водоемов суши.

I. Формация — растительность арктических пресных водоемов.

Ж. Тип растительности — наледно-снежный растительный планктон.

Растительность полярных пустынь (холодных пустынь) обыкновенно не отличают в принципиальном отношении от тундр и растительности высокогорий, иногда считая ее лишь обедненной тундровой. Поэтому, в отличие от некоторых физико-географов, особенно климатологов, отделяющих собственно Арктику от более южных тундр, ботанико-географы нередко объединяют под понятием тундр всю приполюсную растительность, распространяя ее пределы то более, то менее к югу. Такое объединение объясняется тем, что классификационные системы чаще всего строились или на основе местообитаний (Гребнер), или на основе слагающих растительные сообщества жизненных форм (Рюбель, Дю Рие) или флористического состава (Браун-Бланкэ). Мы частично согласны с Вармингом, что лишь так называемый физиологический принцип, объединяющий в себе различные свойства растительных сообществ, как то: их жизненные формы, видовой состав, строение сообществ, может дать методологически правильные основания для классификации форм растительного покрова (см. примечание 2 в конце статьи).

Сам Варминг, включая тундры в серию формаций торфяных почв, выделяет холодные пустыни в особую серию. Однако он считает эти холодные пустыни лишь обедненными тундрами, что с нашей точки зрения неправильно. Полярные пустыни возникли и существуют в иных условиях, чем тундры. Поэтому история их развития и основные слагающие их виды и жизненные формы значительно отличаются от тундровых, как и строение сообществ. Ошибочность мнения Варминга, в общем правильно представившего экологическую обстановку и строение растительных сообществ своих холодных пустынь, объясняется его принципиальными установками (классификация лишь на основе местообитаний и жизненных форм), оставляющими в тени такие основные положения, как происхождение и развитие сообществ в связи с особенностями борьбы за существование слагающих их организмов. Правильно сближение Вармингом полярных пустынь с высокогорной растительностью, но необходимо это сближение ограничить горами Севера, генетически близкими по растительному покрову с Арктикой.

Внешность (ландшафтное впечатление), которой обладают растительные сообщества, есть следствие их развития в процессе борьбы за существование при непосредственном преобразующем воздействии внешней среды. Сложность строения растительных сообществ выражает их древность и благоприятную экологическую обстановку. Простота строения есть признак молодости растительности или в филогенетическом отношении, или в процессе сукцессионной смены. Она может отражать также деградацию растительных сообществ, т. е. упрощение более сложных под влиянием стихий или воздействий человека и животных.

Идея развития и усложнения растительных сообществ в процессе борьбы за существование хорошо выражена Браун-Бланкэ (Braun-Blanquet) в его схеме «распределение групп сообществ по их социологическому прогрессу[1]», хотя для своих классификационных построений автор ее вполне не использовал. Нет у него в схеме также указаний на происхождение некоторых малоярусных сообществ в результате деградации их из многоярусных, что особенно важно для познания растительности Арктики. Мы берем за основу схему Браун-Бланкэ и, учитывая соображения Клементса об ограничивающем влиянии климата на развитие растительного покрова, разделяем полярные пустыни и тундры. Первые — первично малоярусные сообщества; вторые — деградированные многоярусные сообщества; каждым свойственны различные растительные покровы (климаксы) и области распространения (зоны). Не вдаваясь в детализацию наших теоретических построений, что мы предполагаем сделать в другом месте, мы привели здесь лишь готовую схему классификации растительных сообществ острова Врангеля. Последующее описание их позволит нам попутно разъяснить и некоторые принципиальные вопросы.

А. Полярные пустыни. Древнейший в Арктике тип растительности, возникший в третичный период, генетически связан с третичной альпийской растительностью Берингии и гор северо-востока Азии. Наибольшая для Арктики специфика флоры и жизненных форм в результате длительного отбора в крайних условиях существования. Открытые или с сильно разорванным растительным покровом растительные сообщества, обладающие двумя надземными и одним подземным ярусами. Основные компоненты напочвенного яруса — мхи и лишайники со включенными в них корневищами и листоносными побегами травянистых и в малой степени кустарничковых гекистстермов, нередко образующих плотные подушки. Травянистый, реже кустарничково-травянистый ярус представлен разреженными летнезелеными цветоносными побегами многолетников, которые поднимаются не выше 20 см и отмирают зимой. Деревянистые стебли кустарничков не в состоянии подняться, потому что зимние метели их губят. Господствуют почти безраздельно гемикриптофиты. Подземный ярус — корни цветковых; они не образуют сомкнутого дерна и благодаря неглубоко оттаивающей мерзлоте не идут глубже 20 — 30 см. Борьба за существование сводится в основном к борьбе со стихиями, соревнования растений между собой почти не существует.[1] Малоярусность полярных пустынь первична и объясняется господством низкорослых аркто-альпийских растений и формированием своих сообществ в условиях давнего арктического климата. Лишь на юге зоны полярных пустынь можно встретить распластанные кустарники (ивы)[2] как реликты тундровой растительности. Они не выдаются над кустарничково-травянистым ярусом.

---

[1] Редакция не разделяет мнения Браун-Бланкэ.

Для ландшафтов полярных пустынь, кроме особой растительности, типичны плоскобугорчатый микрорельеф, как следствие сети морозных трещин, и дифференциация каменистого материала и мелкозема. По защищенным от снежной шлифовки ложбинкам трещин и сохраняется сомкнутый растительный покров и едва выраженные торфянисто-глееватые почвы. На повышениях микрорельефа почвенный покров совершенно разрушен развеванием. Вечная мерзлота оттаивает летом на 50 — 60 см и обусловливает значительное увлажнение поверхностных грунтовых слоев и скопление в них льда, потому что образует водоупорный горизонт и способствует конденсации парообразной влаги воздуха. Животное население полярных пустынь весьма незначительно и представлено немногими арктическими млекопитающими, птицами и насекомыми, не влияющими заметно на развитие ландшафта и мало заметными в нем. Лишь на скученных гнездовьях птиц сказывается влияние удобрения и сощипывания трав.

Арктический климат, препятствуя возникновению сомкнутого почвенно-растительного покрова и подавляя взаимную конкуренцию живых организмов, в различных географических условиях действует в различной степени, что выражается в качественных отличиях растительных сообществ. Полярные пустыни можно разделить на четыре формации по строению их растительного покрова, создающего вместе с другими природными признаками различное ландшафтное впечатление.

I. Лишайниковые полярные пустыни свойственны преимущественно арктическим горным поясам с их каменистыми и дренированными грунтами. Характерные признаки описываемой формации заключаются в особенном преобладании лишайников по сравнению с мхами и сосудистыми, т. е. в обратном соотношении основных компонентов полярных пустынь по сравнению с сообществами мелкоземистых и заболоченных равнинных пространств. Нередко развиваясь в условиях достаточной защиты скалами и камнями от размыва и снежной шлифовки, каменисто-лишайниковые полярные пустыни могут иметь довольно сомкнутый напочвенный покров, в котором наряду с отношениями взаимного благоприятствования проявляется и конкуренция.

Мы выделяем следующие сукцессионные стадии лишайниковых полярных пустынь, находящихся в тесной связи с развитием микрорельефа и выветриванием субстрата, т. е. с эдафическими условиями.

1. Лишайниковая растительность каменных россыпей. Первоначальная стадия развития и полярных пустынь, и лишайниковых тундр преимущественно горных поясов. Лишь последующее развитие ландшафтов в разных климатических условиях приводит к разным климаксам. В зависимости от качества горных пород накипные, слоевищные и в меньшей мере кустистые лишайники покрывают как самые камни, так и незначительные скопления мелкозема среди них. Остроугольные камни гранитов или мелкая щебенка легко выветривающихся сланцев и песчаников на россыпях зарастают то густыми скоплениями темносерых слоевищ *Gyrophora rigida*, *G. polaris* и др., то покрыты пестрым желто-серым налетом накипных лишайников (различные *Rhizocarpon*, *Lecidea* в особенности). Обыкновенно до 80 % поверхности камней неподвижной россыпи занято накипными и слоевищными лишайниками, но кустистые формы селятся лишь в укрытых щелях между камнями, где скапливается немного мелкозема и дресвы. Они вместе со слоевищными образуют плотные дернины темного и желтоватого цвета в зависимости от преобладающих видов. Основу этих лишайниковых подушек составляют в разных сочетаниях *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Cetraria nigricans*, *C. nivalis*, *Cladonia amaurocraea*, *Cornicularia divergens*, *Parmelia omphalodes*, *Sphaerophorus fragilis*, *Thamnolia vermicularis* и др. На сланцах в низких поясах гор иногда берут верх над накипными лишайниками плотные дернинки мхов

---

[1] Этим полярные пустыни отличаются от южных пустынь, разреженная растительность которых находится в конкурентной борьбе за влагу своими корневыми ярусами, а в эфемеровых пустынях развивает даже особый сомкнутый сезонный надземный ярус.

[2] Под кустарниками мы разумеем деревянистые раскидистые жизненные формы, способные образовать особый ярус над травами и кустарничками, составляющими всегда общий ярус.

Andreaea papillosa и др. Чаще же всего мхи, главным образом *Rhacomitrium hypnoides* и *Polytrichum alpinum*, на высотах спасаются от гибели под защитой дернин кустистых лишайников между камнями, а в нижних поясах гор, наоборот, подавляются лишайниками или образуют самостоятельные дерновины.

Всякая растительность каменных россыпей имеет одну общую черту — это случайность сочетания ее компонентов, между отдельными представителями которых не существует определенных количественных соотношений, что характерно для более зрелых стадий развития растительности. Случайный состав растительности россыпей зависит от случайности заноса растительных зачатков ветрами, водами или животными. Попавшие в благоприятные условия мелкоземистого элювия между камнями россыпи зачатки растений, способных существовать на этом мало плодородном субстрате, обыкновенно дают чистые дернины, которые занимают в дальнейшем всю удобную для них площадь. Изоляция от других участков растительности позволяет им надолго сохранить чистоту заросли. Исключения из этого правила, конечно, составляют ассоциации накипных лишайников, для которых нет препятствий в постепенном расширении своих зарослей на каменном материале. Межвидовая конкуренция между ними протекает вполне отчетливо. По этой причине, быть может, правильнее относить лишайниковую растительность каменных россыпей к примитивным тундрам, тем более что она свойственна не только альпам, но и россыпям на равнинах.

2. Каменисто-лишайниковые полярные пустыни. Каменные россыпи постепенно выветриваются и превращаются в мелкощебенчатые осыпи на склонах гор и террасах. Накопление мелкозема способствует лучшему развитию растительности, и под ее биохимическим воздействием создаются условия для смены одноярусных сообществ эпилитных лишайников более сложными мохово-лишайниковыми и травянисто-кустарничковыми сообществами; появляется и подземный ярус корней и корневищ. В почве соответственно можно обнаружить тонкий слой гумуса и торфа. Если дефляция и смыв весенними потоками не сильны, образуется довольно равномерная смесь мелкозема и щебенки, достаточно дренированная на склонах. В этих условиях развиваются каменисто-лишайниковые полярные пустыни или лишайниковые тундры. На острове Врангеля, лежащем на южном пределе зоны полярных пустынь, существуют и те и другие. Лишайниковые полярные пустыни и различные сукцессионные стадии в их развитии наиболее распространены в области сланцевых гор, не поднимаясь выше 300—400 м над уровнем моря.

Основу рыхлого, пружинящего покрова описываемой группы ассоциаций составляют кустистые лишайники *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Cetraria nigricans*, *C. nivalis*, *Cornicularia divergens*, *Cladonia rangiferina*, *C. sylvatica*, *Dactylina arctica*, *Thamnolia vermicularis*. Преобладание темноокрашенных видов придает мрачный оттенок каменистым склонам невысоких гор, где лишайниковые полярные пустыни чередуются с россыпями и полигональными пустынями. Из мхов в большом количестве встречается *Rhacomitrium hypnoides*, другие мхи (*Dicranum congestum*, *D. elongatum*) играют подчиненную роль. Кустарничково-травянистый ярус очень непостоянен и разрежен; наиболее заметны *Luzula confusa*, *Saxifraga Funstonii*, *Stellaria Edwardsii*. Растительный покров редко бывает нетронутым на значительном протяжении, обыкновенно он разорван, и оголенная щебенка и выступающие крупные камни занимают до 40 % площади. Описанную группу ассоциаций можно считать замещающей горные лишайниковые тундры более южных горных стран. Наибольшее отличие заключается в преобладании темных лишайников на полярных пустынях и в почти полном отсутствии кустарничков.

3. Лишайниково-моховые полигональные пустыни. Этот климакс горного пояса зоны полярных пустынь мы опишем в своем месте. Он связан всевозможными сукцессионными переходами с предыдущей группой ассоциаций.

II. Щебенчато-глинистые полярные пустыни. Формация преимущественно низменных пространств, первичные стадии которой возникают на свежем закрепившемся наносе, не заливаемом уже водой, или на постоянно обновляемом потоками весенних вод субстрате. Последнее бывает на плоских, невысоких перевалах, покрытых плащом дресвы и мелкозема, и на выносах делювия. В крайних северных районах зоны полярных пустынь описываемая формация особенно типична и устойчива в своих более зрелых стадиях, как, например, травянистая полярная пустыня. В растительном покрове щебенчато-глинистых полярных пустынь господствуют многолетние травы, часто образующие плотные подушки, чередующиеся с плотными дерновинками мхов. Лишайников мало. В общем растительность щебенчато-глинистых полярных пустынь однообразна и бедна. Преимущественная борьба со стихиями выступает вполне отчетливо, как и взаимное благоприятствование; конкурентная борьба едва проявляется.

1. Печеночниковые полярные пустыни. На почвенно-растительный покров мелкоземистых низменностей зоны полярных пустынь значительное воздействие оказывает некоторое непостоянство их поверхности. Верхние слои грунта, богатые прослойками льда и оттаивающие летом до 40—60 см, способны изменять уровень своей поверхности от местного таяния или накопления этого льда, что при равнинности страны ведет к перемещению неглубоких луж-озерков и соответственно к заливанию или осушению иногда значительных участков. На северном побережье острова Врангеля нам неоднократно приходилось видеть на дне обширных луж прекрасно выраженную сеть полигонов с их морозными трещинками-ложбинками, заросшими обычной наземной растительностью. Наоборот, чуть ли не совершенно оголенные глинистые перемычки между лужами иногда явно имели вид недавно вышедших на дневную поверхность днищ водоемов. Свежий щебенчато-глинистый субстрат подобного рода обнажений покрыт глубокими трещинами усыхания. По краю трещин

и складок поселяются пионеры растительности, особенно печеночники (*Anthelia Juratzkana Cephaloziella divaricata, Cesia corallioides*) и накипные лишайники (*Ochrolechia androgyna* и др.). Будучи первичными стадиями в зарастании обнаженной или вновь возникшей мелкоземистой поверхности, печеночниковые полярные пустыни обладают особенно бедным растительным покровом (в сумме около 20 видов). Кроме более заметных плоских дернинок печеночников присутствуют еще молодые дернинки листостебельных мхов и лишайников. Цветковые также немногочисленны и не образуют крупных, развитых подушек и дернин. Из них наиболее распространены *Deschampsia brevifolia* (особенно типична), *Luzula nivalis* и немногие другие. Упомянутая скудная растительность едва покрывает 30—40% поверхности.

2. Травянистые полярные пустыни. Эта более зрелая стадия щебенчато-глинистых полярных пустынь очень распространена на достаточно осушенных щебенчато-мелкоземистых площадях арктических низменностей, в том числе и на острове Врангеля. Поверхность травянистых полярных пустынь как бы вспахана от трещин усыхания и морозных. Растительность занимает всего 20—40% площади, но дерновины ее, в отличие от печеночниковых полярных пустынь, хорошо развиты, образуя сильно разреженный покров. Он более цветист, особенно на сукцессионных стадиях, приближающихся к полигональным полярным пустыням. Особенно обильны плотные подушки *Deschampsia brevifolia*, но не мало также *Potentilla emarginata, Saxifraga serpyllifolia, Stellaria Edwardsii, Alopecurus alpinus* (всего около 15 видов). Из лишайников наиболее обыкновенны *Ochrolechia androgyna, Thamnolia vermicularis* (около 15 видов), а из мхов *Anthelia Juratzkana, Aulacomnium turgidum* и *Drepanocladus uncinatus* (около 20 видов), прозябающие под защитой выпуклин микрорельефа, камней и подушек цветковых.

3. Моховые полигональные пустыни. В последующем своем развитии щебенчато-глинистые полярные пустыни достигают этого своего климакса. Мы опишем его в дальнейшем.

III. Полигональные полярные пустыни. Эта формация наиболее типична для зоны полярных пустынь, но возможно, что в северной части зоны она уже не существует, уступая место щебенчато-глинистым и снеговым полярным пустыням, которые, таким образом, оказываются там «конечными» стадиями развития растительности. Между тем как предыдущие формации не имеют оформленного узора растительности, полигональные пустыни обладают довольно четко намеченными полосами сомкнутого почвенно-растительного покрова, образующего разорванную сеть, а в некоторых случаях и более сплошные площади. Степень развития напочвенного покрова зависит от защиты его от снежных метелей, уничтожающих не только все живое, но и поверхностные слои породы. Поверхность мелкоземистых пятен обычно лишена дернины и почвенных горизонтов, от которых сохраняется лишь узкая кайма по краям пятен в морозных трещинах-ложбинках или под защитой выступающих камней. Лишь отдельные угнетенные растения разбросаны вместе с зачатками и остатками водорослей, лишайников и мхов на самых пятнах.

Дернина полигональных пустынь также страдает от снежной шлифовки там, где она частично обнажается хотя бы временами от защитного снежного покрова. Следы этой шлифовки можно повсюду встретить на лишайниково-моховых дерновинках и на подушках цветковых в виде почерневших, отмирающих участков, покрытых некоторыми хионофобными лишайниками, вроде *Ochrolechia frigida, Pertusaria panyrga, Psoroma hypnorum*. Тонкий снежный покров способствует особенному распространению на полигональных пустынях накипных и листоватых лишайников, потому что кустистые формы более страдают от механического воздействия снежных метелей. Среди кустистых лишайников преобладают, как и на лишайниковых полярных пустынях, ползучие, раскидистые формы, например *Alectoria nigricans, Cornicularia divergens*, а более высоко подымающиеся лишайники обыкновенно изуродованы на верхушках или прячутся среди рыхлой дернины упомянутых приземистых и обладающих прочным коровым слоем видов. На полигональных пустынях можно особенно наглядно видеть, как конкурентные отношения в борьбе за существование в условиях суровой стихии постоянно переходят во взаимное благоприятствование. Угнетенный подъярус мхов, например *Polytrichum alpinum* или *Rhacomitrium hypnoides*, только потому и существует, что он защищен более выносливыми лишайниками, которые одновременно и угнетают мхи, затеняя их. По этой же причине оказывается возможным произрастание в дернине полигональных пустынь таких кустистых лишайников, как *Cladonia rangiferina, C. sylvatica*, лишенных корового слоя и поэтому плохо переносящих открытые местообитания.

Некоторые цветковые растения настолько выносливы, что растут на совершенно открытых пятнах полигональных пустынь. Таким образом, полигональные пустыни оказываются явно комплексными сообществами, состоящими из сомкнутых ассоциаций ложбинок и открытых ассоциаций пятен, причем типичны для этих пятен одинаково как формы, растущие на заносимых снежными сугробами местах, так и формы малоснежных местообитаний. Повидимому, дело сводится лишь к большей способности некоторых видов — гекистотермов — переносить исключительно трудные зимние условия благодаря прочности своих дерновин или быстрому развитию весной побегов из уцелевших подземных частей. Дерновинные формы на пятнах никогда не достигают больших размеров, а побеги других растений одиночны и хилы.

1 и 2. Лишайниковая растительность каменных россыпей (на каменистом субстрате гор), печеночниковые полярные пустыни (на щебенчато-мелкоземистом субстрате низменностей). Уже описаны как первичные стадии в развитии лишайниковых и щебенчато-глинистых полярных пустынь.

3 и 4. Каменисто-лишайниковые полярные пустыни (на каменистом субстрате гор), травянистые полярные пустыни (на щебенчато-мелкоземистом субстрате низменностей). Описаны выше как последующие стадии в развитии лишайниковых и щебенчато-глинистых полярных пустынь.

5. Лишайниковые полигональные пустыни. Каменисто-лишайниковые полярные пустыни встречаются участками на относительно дренированных склонах, чередуясь с заболоченными понижениями или с повышениями, денудированными снежными метелями. Зимой они имеют неглубокий снежный покров, защищающий их дерновину от снежной шлифовки, но быстро стаивающий летом. Как только на отдельных местах снежная защита становится недостаточной в результате выветривания выступающих камней и сглаживания поверхности от накопления дресвы и мелкозема, чему способствует и сама развивающаяся растительность, так тотчас же каменисто-лишайниковые полярные пустыни приобретают признаки полигональных пустынь. Одновременно с усилившимся развеванием весенние потоки начинают сильнее размывать оголенную поверхность, усиливается и сплывание мокрого мелкозема. В результате последних воздействий пятна голого щебенчато-глинистого материала нередко превращаются в вытянутые вниз по склону полосы. Возникает новая стадия в развитии растительности — лишайниковые полигональные пустыни.

Они довольно распространены на пологих склонах в нижних поясах гор. Растительность покрывает до 50—60% площади, достаточно ясно намечаются возникающие полигоны. В мохово-лишайниковой дерновине господствуют *Alectoria ochroleuca, Cetraria cucullata, C. islandica, Cornicularia divergens, Thamnolia vermicularis*, а всего встречается до 2—3 десятков видов, главным образом слоевищных и кустистых. Мхов также до 3 десятков видов, из которых наиболее распространены *Dicranum elongatum, Grimmia gracilis, Polytrichum alpinum, Rhacomitrium hypnoides*. Кустарничково-травянистый ярус обладает довольно разнообразной и непостоянной флорой (до 40 видов), но сильно разрежен, хотя плотнее, чем на других лишайниковых полярных пустынях. Он еще более приземист, потому что сильнее страдает от суровых зимних условий. Конкурентная борьба в нем почти не проявляется в отличие от развитого мохово-лишайникового яруса. Наиболее часто встречаются *Alopecurus alpinus, Carex lugens, Cerastium Bialynickii, Luzula confusa, L. nivalis, Poa arctica, Potentilla emarginata, Saxifraga Funstonii, S. serpyllifolia, S. nivalis, Valeriana capitata*.

6. Лишайниково-моховые полигональные пустыни. С дальнейшим развитием лишайниковых полигональных пустынь количество мелкозема увеличивается, а дренаж ухудшается из-за поднятия уровня вечной мерзлоты. От сильного увлажнения и мороза происходит сортировка каменного материала, способствующая появлению своеобразных структур микрорельефа, известных под названием каменных многоугольников. Зимние морозы разбивают поверхность мелкоземистого элювия трещинами на полигоны от 0,5 до 3 м диаметром; на склонах они вытянуты в полосы от сплывания. Каменные многоугольники также нередко от смыва мелкозема превращаются в полосы, вытянутые вниз по склону. На плоских вершинах гор и на террасах, столь типичных для гор Арктики, описываемая группа ассоциаций может возникать и не проходя стадии лишайниковых полигональных пустынь непосредственно из лишайниковых сообществ каменных россыпей при постепенном слиянии отдельных щебенчато-мелкоземистых пятен по мере выветривания отделяющих их каменных россыпей. В результате получается также слой элювия с плоскобугристым микрорельефом от морозных трещин, с каменными многоугольниками и с выступающими крупными камнями.

Растительности, закрепляющей мелкоземистые наносы, достается незначительная площадь для своего развития, потому что сильнейшие метели и весеннее сплывание и смыв пропитанного водой мелкозема препятствуют нормальному формированию ее дерновин. С другой стороны, местная защита каменной сетью и ложбинками морозных трещин создает возможность относительно спокойного развития растительного покрова по краям щебенчато-мелкоземистых пятен. В некоторых случаях зарастает даже все такое пятно. По мере выветривания каменных россыпей накипные и слоевищные лишайники типа *Gyrophora* уступают место другим слоевищным и кустистым формам; кроме того появляются в более значительном числе также мхи и цветковые. Усиление заболоченности ведет к усилению роли мхов, которые заставляют отступить на второй план лишайники. Возникает климакс гор зоны полярных пустынь — лишайниково-моховые полигональные пустыни, которые по мере дальнейшего разрушения каменистого материала и смены каменной сети многоугольников нацело ложбинками морозной сети на щебенчатом мелкоземе все более и более приближаются к моховым полигональным пустыням низменностей.

В своей достаточно зрелой стадии лишайниково-моховые полигональные пустыни имеют хорошо образованную сеть то узких, то более широких полос растительности, обладающих различными оттенками: то эта сеть красновато-бурого цвета от преобладания мха *Grimmia gracilis*, то она белесовата от множества *Thamnolia vermicularis*, то желтеет от обилия светлых кустистых лишайников. Летом каменная сеть и полосы лишайниково-моховой дернины в морозных ложбинках часто выступают над поверхностью мелкоземистых пятен в ячеях, но при замерзании мокрого мелкозема последний расширяется и выпячивается, а дернины съеживаются. От этого центральная площадь пятна особенно подвергается снежной шлифовке, а окраинная, в типичных случаях в виде кольца, сохраняет растительность. Одновременно с развитием ландшафта и исчезновением для живых организмов относительно хорошей защиты от стихий каменными барьерами, что вызывает, как мы видели, распад растительного покрова, конкуренция между организмами ослабевает, сменяясь взаимным благоприятствованием и непосредственным противостоянием суровой арктической среде.

Растительность представлена двумя ярусами: лишайниково-моховой плотной дерновиной и пестрым разреженным кустарничково-травянистым ярусом, сильно беднеющим на высотах. Ассоциации каменистых горных полигональных пустынь весьма разнообразны в зависимости от хода заселения свободного субстрата растительными зачатками и от различного плодородия элювия разных горных пород. Заросшая площадь занимает всего от 15 до 40%. Напочвенный ярус ее поверх слабо торфянистого тонкого слоя состоит из лишайников числом до 30 видов и обыкновенно преобладающих мхов (до 40 видов). Первые особенно представлены *Cetraria cucullata, C. islandica, Cornicularia divergens, Dactylina arctica, Ochrolechia frigida, Thamnolia vermicularis*. Из мхов наиболее распространены *Aulacomnium turgidum, Camptothecium trichoides, Ditrichum flexicaule, Grimmia gracilis, Hylocomium alascanum, Hypnum Bambergeri, Oncophorus Wahlenbergii, Polytrichum alpinum*. Кустарничково-травянистый ярус также имеет до 40 видов, из которых наиболее обыкновенны *Alopecurus alpinus, Chrysosplenium Beringianum* (на голых пятнах), *Festuca brevifolia* (часто на голых пятнах), *Luzula confusa, L. nivalis* (часто на голых пятнах), *Papaver polare, Poa pseudoabbreviata, Salix polaris, Saxifraga Funstonii, S. nivalis, S. serpyllifolia, Stellaria Edwardsii*. Совершенно отчетливо выступает невозможность для цветковых растений образовать своими многолетними побегами особый ярус, который неизменно губится зимними метелями. Лишь однолетние цветущие побеги летом поднимаются над дерниной до 10—20 см. Кустарнички целиком включаются своими деревянистыми стеблями в дернину.

7. Моховые полигональные пустыни. На плоских, невысоких плато и на пологих склонах предгорий, где заболоченность элювиальных и делювиальных наносов особенно проявляется, господство мхов усиливается. Это явление тем более заметно на низменностях, климаксом которых мы считаем уже не лишайниково-моховые полигональные пустыни, но моховые. Строение их поверхности одинаково с наиболее зрелыми лишайниково-моховыми полигональными пустынями, только каменистость несколько ниже, особенно на ассоциациях низменностей, возникших непосредственно путем развития щебенчато-глинистых полярных пустынь. Нередко пропитанная водой нарушенная торфянисто-глееватая почва покрыта на 50% растительностью. Последняя еще разнообразнее, чем на лишайниково-моховых полигональных пустынях, хотя разорванность дернины меньше. Это объясняется относительно благоприятными климатическими условиями низменностей и предгорий, где существуют описываемые ассоциации. Флористическое разнообразие их еще усиливается на местах размыва весенними потоками. Там же обыкновенно понижается и уровень вечной мерзлоты, оттаивающей здесь до глубины 80 см; обычная глубина летнего оттаивания около 40—50 см.

Лишайниково-моховая дерновина, в отличие от лишайниково-моховых полигональных пустынь, довольно монотонна — зелено-бурого цвета — вследствие преобладания мхов. Из них наиболее обыкновенны *Aulacomnium turgidum, Calliergon sarmentosum, Camptothecium trichoides, Ditrichum flexicaule, Drepanocladus uncinatus, Grimmia gracilis, Hylocomium alascanum, Oncophorus Wahlenbergii, Polytrichum alpinum, Ptilidium ciliare, Rhacomitrium canescens, R. hypnoides* (всего до 40 видов). Из лишайников господствуют *Alectoria ochroleuca, Cetraria cucullata, C. nivalis, Cladonia elongata, Cornicularia divergens, Dactylina arctica, Lobaria linita, Ochrolechia frigida, Sphaerophorus globosus, Thamnolia vermicularis* (всего до 40 видов). Резкое отличие яруса цветковых, в основном кустарничково-травянистого, от такого же яруса лишайниково-моховых полигональных пустынь заключается в появлении в нем на низменных местообитаниях острова Врангеля совершенно распластанных кустарниковых ив (*Salix glauca, S. Pallasii, S. pulchra, S. reptans*); на севере острова остаются лишь *Salix pulchra* и *S. reptans*. Всего встречается до 60 видов, из которых наиболее обыкновенны: *Alopecurus alpinus, Androsace ochotensis, Carex lugens, Cerastium Bialynickii, Chrysosplenium Beringianum* (на голых пятнах), *Deschampsia brevifolia, Festuca brevifolia* (часто на пятнах), *Luzula confusa, L. nivalis, Minuartia macrocarpa, Oxygraphis glacialis* (на пятнах), *Papaver polare, Poa arctica, Potentilla emarginata, Saxifraga hirculus, S. nivalis, S. serpyllifolia, Valeriana capitata*. На мокрых голых пятнах наших пустынь встречается и единственный терофит — *Koenigia islandica*. Своеобразными особенностями обладают моховые полигональные пустыни на элювии известняков, слагающих глубокие холмистые долины в центре острова Врангеля. Полосы растительности в ложбинках сети полигонов занимают 30—50% площади. Основу дернины составляют мхи *Camptothecium trichoides, Ditrichum flexicaule, Grimmia gracilis, Hypnum revolutum* (всего около 20 видов). Лишайников немного, до 10 видов. Из них часты *Stereocaulon alpinum, Thamnolia vermicularis*. Влияние почвы, бурно вскипающей от соляной кислоты с поверхности, выражается прежде всего в обилии кустарничков *Dryas integrifolia* и *Salix leiocarpa*, а также в своеобразной, но бедной цветковой растительности (около 20 видов). Из других повсеместных представителей флоры известняков Арктики можно назвать *Parrya nudicaulis, Saxifraga oppositifolia*. Почва, несмотря на обилие извести, лишена малейшего гумусового горизонта.

8. Онкофоровые полигональные пустыни. На пологих склонах предгорий и на низменности в условиях избыточного увлажнения климакс полярных пустынь проявляется в виде названной группы ассоциаций. Она характеризуется особенным развитием мха *Oncophorus Wahlenbergii* и довольно пестрым набором цветковых. Находясь в слабых низинках среди более типичных моховых полигональных пустынь, онкофоровые сообщества зимой заносятся снегом, почему снеговая шлифовка на их дернину оказывает малое влияние. Большее значение имеют размыв, местное выпячивание мелкозема, сплывание в усло-

виях довольно значительного проточного увлажнения. Поэтому своеобразный микрорельеф и разорванность дерновины несколько иные, чем на типичных моховых полигональных пустынях. При одном и том же составе растительности задерненность может быть почти сплошной, как на моховых тундрах, и разорванной — всего 40—60%.

По причине значительной заболоченности почв (торфянисто-глеевые и торфянисто-глееватые) в моховом ковре содержится больше болотных форм, чем на моховых полигональных пустынях. Кроме социально растущего *Oncophorus Wahlenbergii*, весьма обыкновенны *Aulacomnium turgidum*, *Calliergon sarmentosum*, *Camptothecium trichoides*, *Drepanocladus uncinatus*, *Grimmia gracilis*, *Kiaeria glacialis*, *Polytrichum alpinum*, *Rhacomitrium hypnoides*, а всего до 25 видов. Лишайников совсем немного (около 15 видов), из них чаще встречаются *Cladonia elongata*, *Stereocaulon rivulorum*, *Thamnolia vermicularis*. Разреженный кустарничково-травянистый ярус представлен всего 20 видами; в частности, наиболее типичны *Alopecurus alpinus*, *Deschampsia brevifolia*, *Luzula nivalis*, *Nardosmia frigida*, *Salix polaris*, *Saxifraga comosa*, *S. serpyllifolia*.

Влияние столь мощных климатических агентов Арктики, как мороз и снежные метели, особенно велико на перегибах и выпуклинах открытых склонов, откуда снег сдувается почти целиком. Здесь снежная шлифовка усиливается до предела, как и вымораживающее действие низких температур. От этого почвенно-растительный покров может чрезвычайно уменьшиться. Он сохраняется, лишь по ложбинам морозных трещин и в углублениях, занимая от 2 до 20% поверхности. Все многолетние стебли плотно прижаты к земле или зарылись в дерновину, лишь летние цветущие побеги поднимаются до 10—15 см. В остатках дернин этих развеянных полигональных пустынь господствуют лишайники или мхи в зависимости от исходной ассоциации. Флористический состав растительного покрова весьма пестрый и непостоянный, потому что он сохраняет клочки дернин и многие цветковые растения исходной ассоциации, а к ним прибавляются специфические хионофобы, вроде *Alectoria ochroleuca*, *Cornicularia tenuissima*, *Ceratodon purpureus*, *Pogonatum capillare*, *Artemisia glomerata*, *Draba subcapitata*, *Oxytropis nigrescens*, *Poa abbreviata*, *Potentilla Vahliana* (на известняках); наоборот, влаголюбивые формы почти целиком исчезают. Число видов (споровых и цветковых в сумме) на наиболее разрушенных участках бывает всего около 10, но на менее затронутых шлифовкой даже умножается за счет хионофобов, доходя до 80.

В центральной части острова Врангеля, в широких междугорных долинах, обладающих более умеренным климатом по сравнению с побережьем, иногда встречаются своеобразные ассоциации. Особенность их заключается в том, что при общем облике полигональных пустынь они обладают приподнятым кустарниковым ярусом в 20—30 см вышины из *Salix glauca*. Кустарники покрывают до 40% площади, при общем покрытии в 50%. Сильно разреженные лишайниково-моховая дерновина и травянистый ярус бывают неопределенно пестрого состава, особенно в связи с известковистостью подстилающих пород. Наиболее обыкновенны *Cetraria cucullata*, *Thamnolia vermicularis*, *Drepanocladus uncinatus*, *Oxytropis Belli*, *Deschampsia brevifolia*, *Parrya nudicaulis*. Каков зимний режим кустарниковых полигональных пустынь, мы не знаем. Они развиваются по шлейфам невысоких холмов и, вероятно, зимой заносятся снегом, что и способствует возникновению верхнего яруса, столь необычного для зоны полярных пустынь. Оголенные щебенчато-глинистые пятна между морозными трещинами, надо думать, образованы поверхностным размывом и выпячиваниями грунта.

IV. Снеговые полярные пустыни. Снеговой покров в Арктике и на высокогорьях оказывает на земную поверхность и на растительный покров противоположное влияние в зависимости от его свойств. Средней толщины, плотный и рано возникающий снеговой покров защищает растительность, не препятствуя образованию морозных трещин и плоскобугорчатого микрорельефа; тонкий и поздно формирующийся снеговой слой, особенно когда он местами уничтожается снежными метелями, наоборот, не мешает угнетению растительности и содействует типичной полигональной структуре земной поверхности. Мощные снежные наносы, столь обычные в Арктике с ее контрастным распределением снегов, также не защищают растительный покров, но препятствуют его нормальному развитию, а иногда и целиком его подавляют; морозные трещины в этих условиях уже не образуются, и микрорельеф формируется главным образом под воздействием обильных талых вод, вызывающих размыв и сплывание мелкозема вместе с разрушением растительных дернин. Последние слагаются из специфических форм — хионофилов, которые в других условиях относятся к весенним, рано отцветающим видам. Лишь они могут осуществить за краткий вегетационный период цикл своего развития. Происходит отбор и лишайников и мхов, из числа которых остаются лишь очень немногие виды. Они обыкновенно растут в форме отдельных плотных, округлых дернин, способных противостоять сильному размыву. По этой же причине и цветковые чаще принадлежат к подушкообразным жизненным формам. Их цветение происходит в самое различное время лета и осени, по мере оттаивания снежных наносов и перелетков. Жизненное соревнование почти целиком отсутствует, но ясно выступают непосредственная борьба со стихиями и взаимное благоприятствование.

Преобладание оголенной темной почвы и темных лишайников придает снеговым полярным пустыням мрачный темнобурый оттенок; издали они кажутся как бы выжженными, резко выделяясь среди более светлых и зеленеющих лишайниково-моховых и моховых полярных пустынь. Темные пятна снеговых полярных пустынь нередко образуют широкую, разорванную полосу при основании и по шлейфам гор, потому что здесь чаще всего скапливаются снежные забои.

Для острова Врангеля мы выделяем три группы ассоциаций, которые оказываются и сукцессионными стадиями, когда общая эволюция ландшафта приводит к постепенному изменению снегового режима, причем эта сукцессия может итти в противоположных направлениях в зависимости от увеличения или уменьшения снежных наносов. В более северных частях зоны полярных пустынь, особенно в богатой зимними осадками Приатлантической области Арктики и на высокогорьях, наша формация, вероятно, является типом растительности. Краткий вегетационный период, зависящий от долго лежащего снегового покрова, и обильные потоки снеговой воды там уже не могут быть отнесены за счет микроклиматических особенностей отдельных ландшафтов, но свойственны всей области в целом и вызывают соответственно особый климакс, более распространенный, чем травянистые полярные пустыни, с которыми он имеет сходство по внешности и флоре.

1. Лишайниково-травянистые снеговые полярные пустыни. Группа ассоциаций, возникающая на местообитаниях, где снеговой покров целиком сходит в конце июля — начале августа. Поэтому растительность здесь наиболее богата в флористическом отношении, а дернины наиболее сомкнуты (покрытие — до 40%). Однако считать нашу группу ассоциаций переходной к полигональным или иным полярным пустыням мы не можем: слишком различны экологические условия и строение растительного покрова. Между тем как снеговые полярные пустыни первично одноярусны в своей надземной части, типичные малоснежные полярные пустыни двухярусны; развитие растительности — особенно это заметно в времени цветения — на снеговых ассоциациях происходит значительно позже, в условиях, конечно, одних и тех же горных поясов; жизненные формы и виды также далеко не одинаковы; наконец, и микрорельеф снеговых участков совсем иной.

Наиболее обыкновенными слагающими разрозненные моховые и лишайниковые дернины, состоящие чаще всего из одного или немногих видов, являются: *Cetraria Delisei*, *C. islandica*, *Dactylina arctica*, *Dufourea ramulosa*, *Thamnolia vermicularis* (всего около 15 видов), а из мхов — *Dicranoweisia crispula* (всего около 10 видов). Примерами наиболее обыкновенных цветковых служат *Alopecurus alpinus*, *Cerastium Bialynickii*, *Luzula confusa*, *Oxyria digyna*, *Papaver polare*, *Potentilla emarginata*, *Ranunculus pygmaeus*, *R. sulphureus*, *Stellaria Edwardsii* (всего около 15 видов).

2. Мохово-травянистые снеговые полярные пустыни. Эта группа ассоциаций свойственна более защищенным местообитаниям, на которых снег лежит до начала августа; она особенно типична для щебенчато-мелкоземистых склонов гор и пятен дресвы и мелкозема среди каменных россыпей в заносимых снегом долинах и ущельях высот. Растительность представлена разбросанными на значительном расстоянии друг от друга дерновинами мхов, лишайников и экземплярами цветковых, часто образующих подушки. Покрытие не превышает 15—20%. На уменьшение видового разнообразия влияют не только снеговой режим, но и высотные показатели. Из лишайников встречаются лишь *Cetraria Delisei*, *Stereocaulon alpinum*, *S. fastigiatum*, *Solorina crocea*, а более распространенные мхи представлены *Cirriphyllum cirrosum*, *Calliergon sarmentosum*, *Cratoneurum curvicaule*, *Drepanocladus uncinatus*, *Dicranoweisia crispula*, *Polytrichum alpinum*, *Rhacomitrium canescens*. Цветковые более разнообразны, наиболее обычны *Alopecurus alpinus*, *Androsace ochotensis*, *Cardamine bellidifolia*, *Draba lactea*, *D. oblongata*, *D. pseudopilosa*, *Luzula confusa*, *Papaver polare*, *Phippsia algida*, *Poa paucispicula*, *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga caespitosa*, *Saxifraga nivalis*, *S. rivularis*, *Stellaria Edwardsii*.

3. Травянистые снеговые полярные пустыни. Группа ассоциаций, обыкновенно окаймляющая снежные перелетки осенью или возникающая на месте сугробов в долинах речек и в ущельях, где снег залеживается до середины августа и позже. Сморщенная, пропитанная водой илистая почва или мокрый щебень кажутся издали оголенными, но вблизи выступают разбросанные дернины споровых и ярко цветущие цветковые. Они в сумме покрывают не более 10% поверхности и насчитывают какой-нибудь десяток видов. Из лишайников можно встретить лишь *Cetraria Delisei*; из мхов — *Dicranoweisia crispula*; из цветковых — *Cochlearia groenlandica*, *Draba alpina*, *D. pseudopilosa*, *Phippsia algida*, *Saxifraga caespitosa*, *S. flagellaris*, *S. rivularis*, *S. serpyllifolia*, *Ranunculus pygmaeus*. По удалении от тающего снега растительность становится плотнее и разнообразнее, потому что травянистые ассоциации сменяются другими, описанными выше снеговыми полярными сообществами, нередко образующими концентрические полосы.

Б. Тундры. Относительно молодой тип растительности в Арктике, возникший в конце третичного периода и оформившийся в ледниковую эпоху четвертичного периода. Генетически связан с аркто-альпийской и бореальной болотно-лесной растительностью различных северных территорий Евразии и Америки. Наиболее древни (терциер) тундры Берингии и прилегающих к ней неоледеневавших целиком пространств восточной Азии и западной Америки. Наиболее молоды (квартер) тундры Европы и западной Азии. Слабая специфичность жизненных форм и молодой и незначительный эндемизм весьма затрудняют отличение тундр от моховых болот. Это — следствие молодости тундр и развития их в условиях стойкой холодной заболоченности, вызванной вечной мерзлотой.

Тундры — растительные сообщества с сомкнутым почвенно-растительным покровом или разорванным лишь в незначительной мере, но никогда не открытые. Они обладают двумя или тремя надземными ярусами и одним подземным. Основные компоненты надпочвенного яруса тундр — мхи и лишайники — со включенными в них корневищами и листоносными побегами травянистых, кустарничковых и кустарниковых гекистотермов и микротермов (исключительно хамефиты и гемикриптофиты). Травянисто-кустарничковый ярус представлен то более разреженными, то относительно сомкнутыми летне- и вечнозелеными побегами, которые поднимаются на высоту 20—30 см и сохраняются зимой под достаточно толстым слоем плотного снега. Сильно разреженный кустарниковый ярус присутствует не всегда, особенно на севере тундровой зоны. Он состоит из ив, полярной березки и немногих других приземистых кустарников. Поднимается обыкновенно не выше 50 см, находясь также в зависимости от глубины снега зимой. Подземный ярус — из корней цветковых, не образующих дерна.[1] Борьба за существование выражается в соревновании живых организмов за пространство в надпочвенном ярусе и в борьбе со стихиями. Конкуренция слабо проявляется в травянисто-кустарничковом ярусе, где отчетливее выступает непосредственная борьба с неблагоприятной средой Арктики, а в кустарниковом ярусе соревнование организмов в условиях типичных тундр совсем прекращается, между тем как борьба со стихиями особенно бросается в глаза. Малоярусность тундр вторична, она возникла в результате угнетения верхних ярусов болотно-лесных сообществ суровым климатом Арктики. На юге тундровой зоны можно встретить кустарниковые тундры и редколесья, которые являются переходами от тундр к северным кустарниковым торфяникам и редкостойным лесам, находящимся местами в стадии деградации под влиянием смещения к югу тундровой зоны в современную эпоху.

Для ландшафтов тундр типичны кроме господства аркто-альпийской и бореальной флоры: сильное развитие морозной трещиноватости грунта, скрытой надпочвенным покровом, но вызывающей мелкобугорчатый микрорельеф; хорошо выраженные торфянисто-глеевые почвы, на западе часто с висячим глеевым горизонтом, сменяющиеся слабо- или скрытоподзолистыми на незаболоченных песках и на щебенке (горно-тундровые). Вечная мерзлота оттаивает на глубину 60—200 см в зависимости от качества грунта, степени и особенностей его увлажнения и от защиты растительного покрова. Подобно тому как это наблюдается в полярных пустынях, переувлажненность мелкоземистых грунтов и следствие этого — ледяные скопления в них, вызывающие нередко местные разрывы дерновины, возникают не только от водоупорных свойств вечной мерзлоты, но и от конденсации парообразной влаги воздуха в холодных слоях грунта. Снежная шлифовка, иногда сопряженная со сплыванием оголенного субстрата на склонах, вызывает образование «пятнистых тундр», представляющих вариант полярных пустынь в тундровой зоне. Животное население в тундрах особенно весной, летом и осенью, весьма значительно и сильно влияет на состояние их растительности. Наиболее воздействуют стада северных оленей. Многие пространства тундр имеют в результате выпаса оленей вторичную растительность.

На острове Врангеля существуют лишь лишайниковые тундры, уцелевшие в тех условиях, когда имеется некоторая защита от стихий крайней Арктики и более прочная почвенная поверхность.

I. **Лишайниковые тундры.** Свойственны дренированным песчаным и каменистым местообитаниям низменностей и гор тундровой зоны, а также альпийским поясам северных гор с их холодными почвами и тонким снеговым покровом. Лишайниковые тундры по сравнению с лишайниковыми полярными пустынями обладают уже достаточно развитыми конкурентными отношениями между составляющими надпочвенный ярус организмами и соответственно сомкнутостью своего растительного покрова. В горных районах тундровой зоны, и тем более в зоне полярных пустынь, суровое воздействие стихий еще настолько сильно, что верхние ярусы, в отличие от лишайниковых тундр равнин, развиты слабо, но флористический состав и соотношение компонентов надпочвенного яруса хорошо отличают описываемые тундры от полярных пустынь. В сомкнутом надпочвенном ярусе типичных лишайниковых тундр господствуют кустистые лишайники и мох *Rhacomitrium hypnoides*, а в разреженном травянисто-кустарничковом вечнозеленые гекисто-микротермы. На низменностях и в предгорьях тундровой зоны на лишайниковых тундрах нередко существует еще сильно разреженный кустарниковый ярус.

Лишайниковые тундры острова Врангеля очень нетипичны и являются крайним северным вариантом формации.

1. **Лишайниковая растительность каменных россыпей.** Исходная сукцессионная стадия для лишайниковых тундр зоны полярных пустынь. Она уже описана выше.

2. **Травянистые алекториевые тундры.** Возникают на невысоких горах и на низменностях по мере выветривания россыпей и накопления щебня и мелкозема вместо каменисто-лишайниковых полярных пустынь, если стихийные воздействия особенно слабы, под защитой окружающих скал или быстро, но не чрезмерно накапливающихся снегов. Такие условия изредка бывают на юге зоны полярных пустынь, в том числе и на острове. Врангеля, где алекториевые тундры связаны всевозможными переходами с лишайниковыми полярными пустынями. Травянистые алекториевые тундры зоны полярных пустынь отли-

---

[1] Этим растительность тундр хорошо отличается от лугов и альпийских ковров.

чаются от алекториевых тундр тундровой зоны и северных альп полным отсутствием вечнозеленых кустарничков, большим количеством распространеннейшего в крайней Арктике лишайника *Thamnolia vermicularis*, обязательным наличием мха *Grimmia gracilis*, нарушенностью дерновины. Покрытие колеблется от 80 до 95%. В дерновине господствуют кустистые лишайники, но много также мхов, особенно на низменных, более мелкоземистых и влажных местообитаниях. Из лишайников преобладают *Alectoria nigricans, A. ochroleuca, Cladonia rangiferina, C. sylvatica, Cornicularia divergens, Sphaerophorus globosus, Thamnolia vermicularis* (всего около 40 видов). Из мхов обыкновенны *Dicranum elongatum, Polytrichum alpinum, P. piliferum*, особенно *Rhacomitrium hypnoides* (всего около 20 видов). В весьма разреженном кустарничково-травянистом ярусе встречаются обычные представители лишайниковых полярных пустынь с примесью немногих бореальных растений: *Calamagrostis kolymaensis, Cardamine bellidifolia, Luzula confusa, L. nivalis, Potentilla elegans, Salix phlebophylla, Saxifraga Funstonii, S. serpyllifolia, Stellaria Edwardsii* и другие, всего около 20 видов. В отличие от состава дерновины, состав травянистого яруса весьма непостоянный.

3. Кустарничковые лишайниковые тундры. Мы подозреваем нахождение этой наиболее зрелой стадии лишайниковых тундр в центральной части острова Врангеля, где были собраны такие типичные ее компоненты, как *Cassiope tetragona* и брусника. Объединенная ассоциация — кассиоповая лишайниковая тундра — весьма распространена на равнинах и горах тундровой зоны до ее северных пределов по ложбинкам на склонах, защищенных зимой снегом. Особенностью кустарничковых лишайниковых тундр является преобладание в верхнем ярусе вечнозеленых кустарничков и относительно малое количество в надпочвенном покрове хионофобов.

До сих пор мы давали довольно подробную общую характеристику типов растительности и формаций. Это было необходимо для понимания климакса зоны полярных пустынь, к которой принадлежит остров Врангеля, и для отличия его от климакса соседней зоны — тундр. Так как в настоящей работе мы не занимаемся генезисом и свойствами климаксов других зон и горных поясов, мы в дальнейшем опускаем общие характеристики таких типов растительности и формаций, которые не являются отличительными для зоны полярных пустынь, как то: моховые болота, травянистые ковры, поемные луга и другие. Мы ограничиваемся лишь описанием их групп ассоциаций в условиях зоны полярных пустынь, по наблюдениям на острове Врангеля.

B. Моховые болота.

I. Гипновые болота (низинные).

1. Растительность арктических пресных водоемов. Исходная стадия для гипновых болот, будет описана ниже.

2. Арктические гипновые болота. По мере обмеления и заиливания водоемов, по краям их, подвигаясь к центру, развивается травянистая растительность, главным образом из *Dupontia Fischeri* и *Pleuropogon Sabinii*, между стеблями которой появляются и мхи. Последние представлены почти исключительно видами *Calliergon* и *Drepanocladus*, и лишь изредка попадаются дернинки *Sphagnum fimbriatum*, позднее мало заметные. По мере развития моховая дерновина уплотняется, покрывая всю поверхность болота (95—100%), но толщина торфа на острове Врангеля из-за молодости болот не превышает 2—3 см при 1—2 см живого слоя сверху. Под торфяным слоем находится пропитанный водой глеевый горизонт до уровня вечной мерзлоты, оттаивающей на 35—40 см. Моховая дерновина зрелых стадий состоит из *Calliergon cordifolium, Drepanocladus uncinatus*; в меньшем количестве растут *Aulacomnium turgidum, Brachythecium salebrosum, Calliergon sarmentosum, C. stramineum, Campylium stellatum* и другие, всего около 20 видов. В небольшом количестве присутствуют и лишайники, как, например, *Peltigera aphthosa, P. canina, Thamnolia vermicularis* (всего около 10 видов). Цветковая флора бедна, всего до 10 видов, но иногда образует довольно плотный ярус из злаков. Они часто ощипаны гусями, гнездящимися во множестве среди болот, а поверхность земли усеяна экскрементами и перьями. Наиболее обыкновенны *Alopecurus alpinus, Deschampsia brevifolia, Dupontia Fischeri, Pleuropogon Sabinii, Ranunculus hyperboreus, Saxifraga comosa, Stellaria humifusa*. Арктические гипновые болота не занимают большого протяжения в зоне полярных пустынь в отличие от тундровой зоны. Они приурочены к равнинам побережья; в горах, повидимому, их нет.

3 и 4. Арктические гипново-сфагновые болота (последующая стадия в развитии гипновых болот на юге зоны полярных пустынь), моховые полигональные пустыни (климакс, к которому приходят гипновые болота через посредство гипново-сфагновых комплексов или непосредственно).

II. Сфагновые болота (верховые).

1 и 2. Онкофоровые полигональные пустыни, арктические гипновые болота. Первичные стадии формации, уже описанные.

3. Арктические гипново-сфагновые болота. При усилении заболачивающих процессов некоторые участки онкофоровых полигональных пустынь и гипновых болот переходят в описываемые мелкобугристые комплексы, которые мы считаем замещающими комплексы типа аапа. Они не пользуются заметным распространением на северных низменностях острова Врангеля, но в гористой части на небольших высотах довольно обыкновенны, встречаясь в долинах рек и на пологих склонах по эрозионным ложбинкам.

Вследствие значительного размыва на торфяниках обыкновенно заросшие участки сменяются полосами и пятнами голого щебенчатого суглинка. Под влиянием проточных вод вечная мерзлота оттаивает до 60 см, почвы слабо оглеены, торфяной слой их не превышает вместе с живой дерновиной 15—20 см. Повидимому, развитие торфяников началось совсем недавно, потому что нам не приходилось на острове Врангеля встречать более толстые слои торфа или ископаемые торфяники; на Чукотском полуострове также нет глубоких залежей торфа.

Комплексность наших болот выражается в чередовании плоских торфянистых бугорков и полос, высотой 20—40 см и в поперечнике от 0,5 до 2 м, с мокрыми низинками такой же величины, заросшими *Calliergon sarmentosum*, *Drepanocladus revolvens*, *Sphagnum fimbriatum* и другими гипнами. На повышениях микрорельефа, как это свойственно и тундровым торфяникам, нередко преобладают над сфагнами листостебельные мхи, особенно *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum* и *Polytrichum strictum*, но основу все-таки составляют сфагны — *Sphagnum balticum*, *S. Girgensohnii*, *S. squarrosum*. Из других мхов наиболее обыкновенны, кроме упомянутых, еще *Aulacomnium palustre*, *Hylocomium alascanum*, *Oncophorus Wahlenbergii*, *Sphagnum contortum*, *S. lenense*, всего около 30 видов. Из лишайников (около 15 видов) чаще всего можно встретить в небольшом количестве *Cladonia amaurocraea*, *Peltigera aphthosa*, *Thamnolia vermicularis*. Разреженный кустарничково-травянистый ярус состоит из *Alopecurus alpinus*, *Carex lugens*, *C. stans*, *Nardosmia frigida*, *Poa arctica*, *Rumex arcticus*, *Salix polaris*, *S. pulchra* и других, всего около 35 видов. В понижениях микрорельефа лишайников почти нет, зато мхи мокрых местообитаний многочисленны (около 30 видов). Кроме упомянутых выше, для низинок можно назвать *Bryum mirabile*, *Chiloscyphus fragilis*, *Drepanocladus exannulatus*, *D. uncinatus*, *Philonotis fontana*, *Polytricum commune*, *Sphagnum subsecundum*. Весьма обыкновенны также пластинчатые слоевища водоросли *Nostoc commune*. Кустарничково-травянистый ярус очень разрежен и состоит из *Arctagrostis latifolia*, *Dupontia Fischeri*, *Juncus biglumis*, *Nardosmia frigida*, *Primula pumila*, *Rumex arcticus*, *Senecio frigidus* и других, всего около 20 видов.

4 и 5. Моховые полигональные пустыни (на низменностях), лишайниково-моховые полигональные пустыни (на горах). Климаксы, к которым приходят в своем развитии арктические гипново-сфагновые болота.

Г. Травянистые ковры и луга. I. Арктические травянистые ковры. Мало изученные ассоциации, сходные по своему строению с альпийскими коврами: они также имеют довольно сомкнутый травянистый ярус и подземный ярус корней, образующий плотный дерн, нередко размытый весенней водой. Травянистые ковры располагаются небольшими участками на южных склонах в той верхней части их, которая не заносится глубокими снегами и не развевается метелями. Внизу они обыкновенно граничат с снеговыми полярными пустынями, а выше переходят в развеянные пустыни. И с теми и другими ковры сходны цветистостью своей растительности, привлекающей в солнечные дни шмелей и бабочек. С этих соседних, экологически совсем различных местообитаний на травянистые ковры заходят отдельные растения, но большинство флоры весьма отличается по составу. К наиболее обыкновенным ее представителям на острове Врангеля относятся *Androsace Lehmanniana*, *Antennaria Friesiana*, *Aster consanguineus*, *Carex podocarpa*, *Cerastium maximum*, *Claytonia arctica*, *Lloydia serotina*, *Minuartia macrocarpa*, *Myosotis alpestris*, *Poa alpigena*, *P. arctica*, *Polemonium boreale*, *Potentilla emarginata*, *Rhodiola integrifolia*, *Taraxacum arcticum*, *T. Chamissonis*, *Valeriana capitata*, всего около 40 видов. Мхов почти нет. Сукцессионные смены сводятся к реакции растительности арктических травянистых ковров на смену снегового режима при общей эволюции ландшафта.

Особую группу ассоциаций составляют нитрофильные травянистые ковры у птичьих базаров острова Врангеля, но нам не удалось их изучить.

Д. Поемные луга. I. Солончаковатые поемные луга 1. Бесплодные приморские галечники и мелкоземистые наносы Арктики. Группа открытых ассоциаций на заливаемых непериодически (приливы очень слабы в Чукотском море) приморских песчанистых галечниках и на илистых наносах в устьях рек. Они служат исходными стадиями в развитии растительного покрова низменностей зоны полярных пустынь наряду с другими оголенными пространствами. На более рыхлом галечнике по берегам лагун острова Врангеля встречаются обыкновенно лишь отдельные подушки и экземпляры *Artemisia glomerata*, *Claytonia arctica*, *Potentilla emarginata*, *Saxifraga caespitosa*, *Senecio congestus* и других представителей незадерненного субстрата. Эта неоформленная смесь свойственна и свежим песчаным наносам лагун. Зарастающие участки чередуются с совершенно бесплодными повышениями галечников, откуда зимние метели сметают все живое. Лишь по заиленным низинкам и морозным трещинам можно встретить более сомкнутую заросль, относящуюся уже к следующей сукцессионной стадии. Не менее бедны растительностью и илистые солончаковатые наносы. Их вязкий тяжелый суглинок покрыт густой сетью трещин высыхания, и лишь кое-где встречаются распластанные латки *Phippsia algida* или *Atropis phryganodes*.

2. Арктические солончаковатые поемные луга. По мере ослабления солонцеватости мелкоземистого субстрата и заиливания галечников идет их зарастание. Приземистые травы покрывают до 60% поверхности глееватой почвы, появляются лишай-

ники — *Cladonia pyxidata, Thamnolia vermicularis*. В зависимости от качества грунта растет то однообразная смесь *Atropis phryganodes* и *Stellaria humifusa* (суглинки), то к ним присоединяются на илистых галечниках *Atropis laeviuscula, Carex ursina, Potentilla emarginata* и другие. Вполне закрепившиеся и зарастающие галечники побережья на юге острова Врангеля имеют очень пеструю цветковую растительность, среди которой можно встретить разнообразные сочетания форм каменистых и полярно-пустынных местообитаний, а кое-где и зачаточный лишайниково-моховой ковер. В дальнейшем развитие идет через травянистые полярные пустыни по типу щебенчато-глинистых полярных пустынь (на мелкоземах) или полигональных пустынь, начиная с их средних сукцессионных стадий (на каменистом субстрате).

II. Приречные поемные луга. Эта формация развита очень незначительно в долинах рек зоны полярных пустынь с их бурными, но быстро спадающими полыми водами и почти лишенными летом воды руслами. Мы можем наметить две первоначальные сукцессионные стадии на свежем аллювии, в дальнейшем быстро переходящие в полярные пустыни.

1. Бесплодные приречные галечники и мелкоземистые наносы Арктики. Эти первичные стадии на галечном наносе почти совсем лишены растительности, а на новообразованном илисто-песчаном аллювии можно встретить почти чистые заросли *Dupontia Fischeri, Eriophorum Chamissonis* или *Stellaria Edwardsii*.

2. Арктические поемные луга. Последующая стадия развития растительности на закрепившемся илисто-галечном аллювии представлена различными сочетаниями прибрежных, поемнолуговых и полярнопустынных растений, покрывающих до 30—40% поверхности. Моховой тонкий ярус содержит *Bryum obtusifolium, Webera gracilis* и немногие другие, а в разреженном травянистом ярусе можно назвать *Artemisia arctica, A. borealis, A. Tillesii, Caltha arctica, Cerastium Beeringianum, Cochlearia groenlandica, Epilobium latifolium, Festuca brevifolia, Saxifraga cernua, Stellaria Edwardsii* и другие, до 30 видов. В дальнейшем своем развитии поемные луга острова Врангеля переходят непосредственно в полигональные пустыни повышенных речных террас.

Е. Прикрепленная растительность водоемов суши. I. Растительность арктических пресных водоемов. Растительность в водоемах зоны полярных пустынь еще беднее, чем в тундровой зоне. Даже в воде луж, при глубине всего до десятка сантиметров, т. е. в условиях сравнительно сильного прогревания, на острове Врангеля встречаются лишь плавающие и придонные сплетения *Ranunculus hyperboreus, Calliergon cordifolium, C. sarmentosum, Drepanocladus exannulatus* и немногих других. По мере зарастания водоема развитие растительности идет по типу серии гипновых болот.

Ж. Наледно-снежный растительный планктон. Снежные перелетки мало заметны на острове Врангеля, где осадки зимой малы. Однако их легко обнаружить с самолета в узких долинах, в ущельях, а также по обрывистым берегам моря. На тающем снегу изредка встречаются скопления *Sphaerella nivalis* грязнорозового цвета.

Растительность острова Врангеля подчиняется закону зональности, но последняя плохо уловима из-за малой площади острова и небольших высот его гор. Затемняет проявление зональности и более континентальный климат центральной части по сравнению с морским побережьем, но все-таки выступает более типичная полярно-пустынная растительность северной половины по сравнению с южной и центральной частями, где появляются даже зачатки тундрового кустарникового яруса на некоторых полярных пустынях. В вертикальном направлении можно наметить три пояса: 1) до 100—120 м над уровнем моря — зона полярных пустынь; 2) от 120 до 800 м — горный пояс каменных россыпей и лишайниково-моховых полигональных пустынь; 3) выше 800 м пояс каменных россыпей, почти лишенных растительности, кроме эпилитных лишайников. Столь суровые ландшафты объясняются суровым арктическим климатом острова Врангеля, несмотря на его относительно южное положение. Охлаждающее влияние забитого льдом Чукотского моря сказывается в низких температурах наиболее теплого месяца — июля. Его средняя температура равна 2,4°, а максимальная едва достигает 18°, поверхность почвы нагревается больше — здесь нередко бывает до 20°. Мы не имеем возможности в этой статье заниматься подробным описанием климата острова Врангеля; заметим только, что он по продолжительности вегетационного периода (около 80 дней с температурой выше 0°), по средней температуре июля и по количеству осадков за июнь — сентябрь (около 75 мм) весьма сходен с местностями, лежащими несравненно севернее его, как, например, северная оконечность Новой Земли или северо-восточное побережье Гренландии.

Если растительность острова Врангеля достаточно гармонирует с его суровым климатом, то богатство флоры его находится в явном противоречии. На острове Врангеля имеется около 160 сосудистых растений, между тем как на Новой Земле к северу от 75° встречается их всего 70 (Lynge), хотя климатические условия вегетационного периода, как и ниже упоминаемых местностей, очень близки к таким же острова Врангеля. На Шпицбергене известно около 130 сосудистых растений (Summerhayes); весь арктический архипелаг Америки насчитывает

204 вида сосудистых (Simmons). Сходно с островом Врангеля по числу видов сосудистых восточное побережье Гренландии между 71° и 73° с. ш.,— оно обладает 171 видом (Sörensen). Последнее обстоятельство объясняется тем, что как раз здесь было наибольшее количество свободных от льда участков в ледниковое время (Gelting), а другие указанные местности, кроме части Канадского архипелага, испытали в четвертичный период сильнейшее оледенение. Таким образом, нет ничего странного в богатой флоре сосудистых острова Врангеля, где не было оледенения.

Несмотря на богатство флоры сосудистых острова Врангеля, она весьма однородна по своему составу. Если разбить упомянутую флору на группы по их современному распространению, то окажется: эварктов —46%, аркто-альпийцев —35%, берингийцев —11% и бореальных —8%. Процент эварктов и аркто-альпийцев на самом деле даже еще больше, потому что из берингийцев некоторые не выходят из пределов Арктики, а большинство встречается на юге лишь в альпийском поясе Камчатки и Аляски. Таким образом, сосудистая флора острова Врангеля в основном оказывается флорой арктической (90% эварктов и аркто-альпийцев), представляющей, по нашему мнению, коренную флору современной Арктики. Чтобы закончить наши статистические подсчеты, мы прибавим еще, что по своему происхождению эта флора насчитывает 53% кругополярных видов, 25% палеарктов Старого света, 8% палеарктов Нового Света и 14% берингийцев. Эндемизм флоры острова Врангеля молодой и незначительный, но богаче, чем в иных местностях Арктики, что указывает на сравнительную давность отделения острова от материка по сравнению с другими частями суши шельфа Северного Ледовитого океана.

Примечания

1. В списки групп ассоциаций различных растительных формаций включены также такие группы ассоциаций, которые относятся к другим формациям, составляющим варианты основной сукцессионной серии.

2. Браун - Бланкэ и Пачоский определеннее представляют принцип естественной классификации растительных сообществ на основании того, что первый называет «социологической прогрессией», в общем соответствующей «строению сообществ» Варминга, но с учетом их усложнения по мере развития.

B. N. GORODKOV

Déserts polaires de l'île Wrangell

Résumé

Ce travail présente l'exposé des observations de l'auteur sur le tapis végétal de l'île Wrangell, visitée par lui en 1938 avec l'expédition de l'Académie des Sciences de l'URSS.

L'auteur donne le schéma suivant de la classification de la végétation de l'île Wrangell.

A. Type de végétation (climax de végétation) — déserts polaires.

I. Formation — déserts polaires de lichens.

Groupes d'associations (leurs stades de succession):

1. Végétation des lichens des éboulis pierreux.
2. Déserts polaires licheno-pierreux.

II. Formation — déserts polaires argilo-pierreux

Groupes d'associations:

1. Déserts polaires hépatiques (*Hepaticae*).
2. Déserts polaires herbacés.
3. Déserts polygonaux de mousses.

III. Formation — déserts polaires polygonaux.

Groupes d'associations:

1, 2. Végétation des lichens des éboulis pierreux; déserts polaires hépatiques.
3, 4. Déserts polaires licheno-pierreux; déserts polaires herbacés.
5. Déserts polygonaux de lichens.
6. Déserts polygonaux licheno-mousseux.
7. Déserts polygonaux de mousses.
8. Déserts polygonaux d'*Oncophorus Wahlenbergii*.

IV. Formation — déserts polaires neigeux.

Groupes d'associations:

1. Déserts polaires licheno-herbacés neigeux.
2. Déserts polaires herbo-mousseux neigeux.
3. Déserts polaires herbacés neigeux.

B. Type de végétation — toundras.
 I. Formation — toundras de lichens.

Groupes d'associations:

1. Végétation des lichens des éboulis pierreux.
2. Toundras herbacées d'*Alectoriae*.
3. Toundras fruticuleuses de lichens.

C. Type de végétation — marais de mousses.
 I. Formation — marais d'*Hypnum*.

Groupes d'associations:

1. Végétation des réservoirs arctiques d'eau douce.
2. Marais arctiques d'*Hypnum*.
3, 4. Marais arctiques d'*Hypnum* et de sphaignes; déserts polygonaux de mousses.

 II. Formation — marais de sphaignes.

Groupes d'associations:

1, 2. Marais arctiques d'*Hypnum*; déserts polygonaux d'*Oncoporus*.
3. Marais arctiques d'*Hypnum* et de sphaignes.
4, 5. Déserts polygonaux de mousses; déserts polygonaux licheno-mousseau.

D. Type de végétation — prairies arcto-alpines.
 I. Formation — prairies arctiques.
E. Type de végétation — prairies inondées.
I. Formation — prairies inondées salines.

Groupes d'associations:

1. Amas de galets littoraux stériles et alluvions de l'Arctique.
2. Prairies inondées salines de l'Arctique.

II. Formation — prairies inondées près des fleuves.

Groupes d'associations:

1. Amas de galets fluviaux stériles et alluvions de l'Arctique.
2. Prairies arctiques inondées.

F. Type de végétation — végétation aquatique.
I. Formation — végétation des réservoirs arctiques d'eau douce.
G. Type de végétation — végétation des neiges.

On trouve dans le texte russe la caractéristique détaillée de la végétation, des types de végétation, des formations et des groupes d'associations admis par l'auteur.

La flore de l'île Wrangell compte 160 plantes vasculaires, entre elles: 46% d'euarctes, 35% d'arcto-alpins, 11% de la Beringie et 8% d'espèces boréales. En général la flore s'est montrée comme flore arctique (90% d'euarctes et d'arcto-alpins). L'endémisme de la flore de l'île Wrangell est jeune et insignifiant, mais plus riche que dans les autres parties de l'Arctique, ce qui indique l'origine relativement ancienne de la séparation de l'île du continent.

К. Н. ИГОШИНА

Остатки широколиственных ценозов среди пихтово-еловой тайги Среднего Урала

(Получено 22.VII. 1942)

Широколиственные леса Южного Урала, по мнению Коржинского, представляют собою реликтовые леса, развившиеся из остатков третичных широколиственных формаций, разрушенных вследствие охлаждения климата в ледниковый период. На Урале осколки флоры третичных широколиственных ценозов (тургайской флоры Криштофовича) в ледниковый период нашли убежище, по мнению Коржинского, вдоль р. Белой. Крашенинников предполагает возможность сохранения на Общем Сырте осколков сильно разрушенных на Урале во время рисса, наиболее неприхотливых элементов широколиственных лесов. По мнению Клеопова, сохранившаяся на Урале флора липняков в рисс-вюрмское межледниковье двинулась на запад, на Приволжскую возвышенность, и на восток до Иртыша (до р. Тары). Впрочем, Клеопов считает, что острова широколиственной флоры в Западной Сибири могли иметь и более древнее происхождение. В ксеротермический период голоцена остров широколиственных лесов, по предположению И. М. Крашенинникова, располагался по правобережью р. Белой. Севернее его были елово-пихтовые леса с примесью широколиственных пород.

Эта флора широколиственных лесов, именуемая Ильиным «атлантической», Лавренко — «евразиатской», Клеоповым — «балтийской» неморальной флорой, представлена на Урале следующими видами: *Tilia parvifolia, Quercus robur, Acer platanoides, Ulmus scabra, Corylus avellana, Evonymus verrucosus, Brachypodium silvaticum, Festuca silvatica, F. gigantea, Asperula odorata, Asarum europaeum, Campanula latifolia, Pulmonaria obscura, Stachys silvatica, Aegopodium podagraria, Viola mirabilis, Dryopteris filix mas, Stellaria holostea* и другими.

На ботанической карте Южного Урала, в пределах Башкирии, выделен большой район лесов широколиственных, дубовых и смешанных дубово-кленово-ильмово-липовых, располагающихся между дубово-березовой лесостепью на юге и широколиственно-хвойными лесами на севере. В пределах Среднего Урала мы имеем ландшафты темнохвойной пихтово-еловой тайги типа *Piceeta hylocomiosa*, среди которой бо́льшую или меньшую роль играет весь вышеописанный комплекс неморальной флоры, образуя формации тайги типа *Piceeta nemorosa, Piceeta subnemorosa* (Клеопов).

Таежный габитус этих лесов замаскировал в свое время перед Коржинским истинную природу этих формаций, хотя последний и упоминает, что при расчленении рельефа или разрушении таежных древостоев появляется примесь пород широколиственных. Не придают ей должного значения и молотовские ботаники А. Н. Пономарев и А. А. Генкель, характеризуя леса молотовского Прикамья стандартными типами зеленомошников, долгомошников, хотя как раз на данной территории последние типы лесов являются скорее исключением, нежели правилом.

Средняя тайга типа *Piceeta hylocomiosa*, в виде лесов зеленомошников и долгомошников, имеет сплошное распространение лишь на севере Среднего Урала, примерно до линии, идущей от Юрлы на Чермоз, Кизел и далее на юг вдоль хребта до горнозаводской ж.-д. магистрали, по ней на восток через Кушву на Верхотурье и восточнее. Южнее зеленомошная тайга разрывается, все более уступая место тайге, во флоре которой среди таежного комплекса появляются неморальные элементы — липа и травянистые ее спутники, создавая ассоциации ельника-кисличника темномошного с липой в подлеске, ельника копытневого и, наконец, ясминникового. Эта подзона южной тайги, типа *Piceeta subnemorosa*, имеет южную границу от г. Осы на Иргину, Михайловский завод. Южнее имеем подзону широколиственно-хвойных лесов, с тайгой типа *Piceeta nemorosa*, в которой становится обязательным липовый ярус, группы клена и ильма и редко, спорадически, дуб. Под пологом леса преобладает травянистый покров из неморальных элементов. Преобладающими ассоциациями являются ясминниковая с липой и ильмом тайга со спорадической *Festuca silvatica*. Познакомимся ближе с лесами этого типа.

Ильмово-липово-елово-пихтовые леса описаны нами в окрестностях Куеды, Щучьего озера, Красноуфимска, Ункурды. Местоположение лесов — отлогие склоны или возвышенные плато. Горные породы разные: пермские глины казанского яруса, покровные суглинки кунгурского и артинского ярусов, мергеля и известняки. Почвы лесостепные, серые, отчасти слабоподзолистые по возвышенностям Уфимского плато. Древостои лесов смешанные, с преобладанием ели и пихты 2-го, реже 3-го бонитета. Под пологом хвойных много липы и куртины ильма, реже — клена, спорадически — дуба. Подрост не обильный из ели и пихты и угнетенный подрост широколиственных пород. В подлеске участвуют угнетенный подрост широколиственных пород и кустарники в составе 5 — 6 видов, например: *Lonicera xylosteum*, *Rubus idaeus*, *Viburnum opulus*, *Daphne mezereum*, *Sambucus racemosa*, *Ribes hispidula*, *Prunus padus* и спорадически — другие виды. Моховой покров редкий, куртинный или отсутствует. Встречаются *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Rhodobryum roseum*, *Mnium* sp., *Plagiochila asplenioides* и другие виды.

Травяной покров многоярусный, характерный, из 25 видов на ар, с преобладанием неморального комплекса. В верхнем ярусе много сныти, вейника — *Calamagrostis obtusata* и крупных папоротников: *Struthiopteris filicastrum* и, поодиночке, *Dryopteris austriaca*, *Dr. spinulosa*, *Dr. filix mas*, *Athyrium filix femina*, *Ath. crenatum*. Спорадически встречается *Cystopteris sudetica*. Поодиночке в отдельных участках леса встречаются кусты *Festuca silvatica*, *Campanula latifolia*, *Stachys silvatica*, *Cinna latifolia*. В нижнем ярусе травяного покрова характерны *Asperula odorata*, *Pulmonaria obscura*, с примесью *Asarum europaeum*. Под пологом крупнотравья замаскированы немногочисленные таежные виды: *Oxalis acetosella*, *Majanthemum bifolium*. Покровы этих лесов могут быть названы папоротниково-ясминниковыми с овсяницей лесной.

В области тайги роль широколиственных пород резко сокращается, за исключением липы, которая более устойчива.

Граница клена, проводимая на карте Сюзева, соответствует действительности, но характеризует лишь спорадическое его присутствие в лесах Приуралья. Клен имеет вид угнетенного дерева, высотою до 6—8 м. Обычно он встречается в виде группы угнетенных стволов, вокруг которых не редкость встретить несколько десятков всходов клена, свидетельствующих о способности клена к обсеменению. Местоположением клена обычно являются ясминниковые или копытневые елово-пихтовые леса с липой, по рассеченному рельефу междуречных склонов. В таких условиях клен встречен около станции Шабуничи (д. Черная речка); на камне Шалашном, над р. Чусовой; среди Кленовой горы, вблизи г. Молотова; в лесах Кукуштанского лесхоза, возле станции Янычи. По данным Никитина, клен встречался в 15 км к юго-западу от Сылвенского завода, где в 1909 г. был полностью вырублен. Во всех этих местах клен играет роль поглощенца среди тайги, не обнаруживая тенденций наступательных. Южнее, в лесах около Красноуфимска, по Михайловскому тракту, восточнее завода Арти, а также в убежищах у подножия гор Таганая и Юрмы клен при нарушении таежных пологов оживляется, давая молодую энергичную поросль и распространяясь по рединам и дорогам.

Ильм более устойчив среди тайги Урала и встречается далеко за пределами своего сплошного обитания. Он встречен у подножия Полюдова камня (Вишера), на известняках вместе с липой. Встречен в горных суховершинных березово-еловых мелколесьях около станции Баская, на высоте 400 м; в лесах около станций Утес, Чусовская, Кормовище и во многих других местах. На северном пределе своего обитания ильм — «поглощенец» тайги с вегетативным способом воспроизведения. Характерна форма его роста. Толстый ствол его диаметром до 10—15 см имеет высоту всего $1-1^1/_2$ м, что, видимо, соответствует высоте снегового покрова. Выше имеем пучок ежегодно отмирающих однолетних ветвей, достигающих нередко очень большой высоты в 2—4 м.

На восточном склоне Урала ильм и клен отсутствуют, появляясь лишь южнее, по восточным склонам гор Юрмы и Таганая, где они вместе с липой образуют острова широколиственных лесов среди горной темнохвойной тайги, на фоне ландшафта сосновых лесов подгорных равнин.

Липа среди тайги Среднего Урала обнаруживает бо́льшую устойчивость по сравнению с другими широколиственными породами. С широты рр. Косьвы и Чермоза, до Камо-Печорского водораздела на север, липа встречается лишь спорадически, в виде кустарника, в лесах, на пересеченном рельефе Закамья или на известняках вдоль хребта. На хребте липа отсутствует, встречаясь лишь в горных лесах около станций Баской и Пашии в виде мелких и редких кустов, а около столба Евразия, по тракту между Теплой горой и Косьей, встречен сланик липы, среди горного елового мелколесья, на высоте 400 м. По всему восточному склону Урала липа распространена лишь спорадически, в виде кустарника или невысокого дерева высотой 6—8 м, среди сосновых и еловых лесов Зауралья. На междуречье Тура — Нейва липа становится более обычным спутником распространенных здесь еловых лесов. Самым северным ее местоположением на восточном склоне Урала является Половинный увал южнее Ивделя, где она в свое время была отмечена Пешниковым. На южном отрезке Среднего Урала липа жмется к самому хребту, не отходя от него далее озера Увильды на Кыштымском Урале. В Приуралье, южнее рр. Косьвы и Чермоза, липа становится все более постоянной в подлеске пихтово-еловых лесов, а в ряде случаев образует вторые ярусы под пологом темнохвойных пород. Особенно характерны липово-темнохвойные леса для известняков карбона и карбонатных суглинков кунгурского яруса, на расчлененном рельефе предгорий Урала, среди подзоны южной тайги. В этих лесах встречаем крупную липу высотой до 15 м и диаметром до 20 см, а иногда — старые липы до 40 и даже 70 см в диаметре. Ель и пихта, имея широкослойную древесину, не создают устойчивого верхнего полога; с другой стороны, отпад липы и густой травяной покров лесов мешают возобновлению хвойных пород, подрост которых редок. При малейшем изреживании хвойных древостоев полог липы оживляется, и насаждение превращается в липовое. Подобные липово-хвойные леса встречаем в Кусье-Александровском, Лысьвенском, Чусовском лесхозах, например около станций Утес, Чусовая, Кормовище, Кусье-Александровский завод, южнее завода Лысьвы. Липово-хвойные леса располагаются здесь вдоль хребта на возвышенностях, сложенных известняками карбона, на высоте 250—300 м, будучи защищены с востока от холодных северных ветров уступами кварцитов, образующих высоты до 400—500 м. Леса обладают изреженным елово-пихтовым древостоем 2-го класса бонитета и ярусом липы, высотою в 12—18 м. Подрост лесов редкий. Подлесок из липы, угнетенного ильма, черемухи, рябины и, спорадически, жимолости *Lonicera coerulea,* калины, волчьего лыка. Мхи почти отсутствуют. Пышный травяной покров высотой от 40 до 70 см, густота его 30—70%. На аре встречается от 19 до 26 видов. Габитус травяного покрова создают папоротники, сныть и ясминник, вследствие чего эти покровы можно назвать папоротниково-снытево-ясминниковыми. В покрове преобладают *Asperula odorata, Asarum europaeum, Pulmonaria obscura*. Постоянно, но в небольших количествах входят в состав травостоя сныть, *Melica nutans, Stellaria Holostea, St. Bungeana, Milium effusum, Aconitum excelsum, Equisetum silvaticum*, крупные папоротники: *Dryopteris austriaca, Dr. spinulosa, Dr. filix mas, Athyrium crenatum, Ath. filix femina*. Внизу под крупнотравьем замаскированы таежные виды *Oxalis acetosella, Majanthemum bifolium*. Спорадически в покрове лесов встречаются: *Ajuga reptans, Campanula latifolia, Festuca silvatica, Mulgedium hispidum, Actaea melanocarpa, Orobus vernus, Senecio nemorensis, Cinna latifolia, Struthiopteris filicastrum, Dryopteris Linnaeana, Trientalis europaea* и другие виды.

При сравнении этих лесов с вышеописанными широколиственно-хвойными находим много общего как в их флоре, так и в структуре. Эти липняки не что иное, как законсервировавшиеся на известняках остатки липовых лесов, поглощенных в других условиях пихтово-еловой тайгой. Рядом, на кварцитах, в тех же условиях абсолютной высоты и дренажа встречаем еловую чернично-зеленомошную тайгу, без всяких признаков липы и ее неморальной свиты. На севере последний рефугиум липы вместе с ильмом, овсяницей лесной и ясминником душистым находим вблизи д. Оралово (Вишера), на известняках по склону увала, под защитой кварцитовой гряды Полюдова камня.

Надо полагать, что эти известняковые карнизы вдоль Урала издавна служили убежищем для широколиственных пород, и весьма вероятно переживание здесь липы в оба периода вюрма, когда климатические условия здесь были немногим суровее современных, даже если действительно был небольшой горный ледник на горах Нязепетровского Урала (Усова). Живет же кустарник липы в настоящее время около Ивделя и Баяновки, в 50 км от Денежкина камня и Уральского хребта, где эпизодически летуют на горных вершинах снежные пятна.

Верхний высотный предел широколиственных лесов в ближайший теплый период был значительно выше, о чем свидетельствуют остатки неморальной свиты, находимые в горных суховершинных березово-еловых мелколесьях, на высоте 400 м (ст. Баская). Там встречены: *Asarum europaeum, Asperula odorata, Pulmonaria obscura, Festuca silvatica* и *Dryopteris filix mas*. Кочедыжник мужской подымается и значительно выше, встречаясь среди еловых редколесий на высоте 700 м (Камень Хариузный).

В равнинных условиях Предуралья большие массивы липово-хвойных лесов находим на дренированных, расчлененных склонах междуречий, на карбонатных суглинках кунгурского яруса, на мергелях. Очень близкими к вышеописанным лесам являются леса «Липовой горы» в окрестностях г. Молотова, где несколько более развит моховой покров из *Rhytidiadelphus triquetrus*. Богатый травяной покров их имеет от 25 до 46 видов на ар. Папоротниковый покров становится беднее. Заметнее таежное мелкотравье. Среди этих лесов найден куст бересклета бородавчатого. Интересно также присутствие среди этих лесов дизъюнктивных восточносибирских видов *Anemone reflexa, Avena callosa*, принадлежащих к совершенно другой, ценофлористической формации времен плейстоцена.

В других лесах Молотовского Прикамья, на глинах казанского яруса, примесь липы становится меньше, ковер мхов (главным образом *Rhytidiadelphus triquetrus*) более сомкнут, сныть, ясминник и другие виды неморального комплекса хорошо развиты, но овсяница лесная становится редкостью, хотя и не исключена возможность ее нахождения на квартальных просеках и в рединах в числе нескольких кустов. Папоротниковый покров становится изреженным, заметно развит комплекс таежный (см. табл. 1).

В результате более глубокого внедрения темнохвойного полога в смешанные леса и вытеснения липы имеем примеры лесов с липовым подлеском и темномошным ковром — ассоциации кисличных темномошников, среди которых еще долго сохраняются ясминник, копытень и сныть, в итоге

ТАБЛИЦА 1

	Елово-пихтовые леса с ярусом липы, травяные ясминниковые			Липняки травяные	Пихтово-еловые, с липой в подлеске, ясминниковые
Местоположение	Равнинное Молотовское Предуралье	г. Молотов, Липовая гора	Западный склон, Утес, Чусовая, Кормовище	Западный склон, Утес, Кормовище, Янычи	Утес, Нагорная, Кумыш, Шабуничи
Местообитание	Возвышенные места h 150–200	Возвышенное плато	Склоны увалов. Известняки	Склоны увалов и плато. Известняки и пермские глины	Склоны и возвышенности. Известняки. Глины
Характер древесного полога	Е 5—4; П 5—3. Лп. ед. Б. ед. Лп. 2-й ярус	П 6—5; Е 5—4. Лп. 2-й ярус. h 15—12 м	Е 7—4; П 5—3 Лп.—ярус h 18—12 м	Лп. h 12—20 м d 20—40 см ед. Е. П.	Е 7—4; П 6—2; Б 3—ед. Во 2-м ярусе иногда единичная липа
Бонитет	II. III	II	II		III
Подрост	Е. П. группами	П. Е.	изредка	хвойные редко	П. Е., частый или редкий
Подлесок { характер, число видов	средней частоты	редкий	редкий	редкий	изредка h 1—4 м
Tilia parvifolia	⊗	⦶	⦶	⦶	⦶
Ulmus scabra	⦶	×	⦶	×	×
Acer platanoides	—	—	—	×	×
Rubus idaeus	⦶	×	—	⊗	×
Prunus padus	×	×	⦶	—	×
Ribes hispidulum	×	×	—	—	—
Lonicera xylosteum	⦶	⦶	×	⦶	×
Sorbus aucuparia	×	⦶	⦶	×	⦶
Daphne Mezereum	—	×	×	—	×
Sambucus racemosa	—	×	—	—	—
Viburnum opulus	—	×	×	—	×
Rosa acicularis	—	×	—	—	×
Salix caprea	—	—	—	—	×
Моховой покров { характер	куртинный		нет или мало	нет	рыхлый, редкий
Rhitidiadelphus triquetrus	⊗	⊗	×	—	×
Hylocomium proliferum	⦶	⦶	×	—	×
Pleurozium Schreberi	×	⦶	×	—	×
Ptilium crista castrensis	—	×	—	—	—
Rhodobryum roseum	—	×	—	—	—
Mnium	—	×	—	—	×
Climacium dendroides	—	×	—	—	—
Травяной покров { характер, число видов	рыхлый 24	густой 25—46	h 40—70 см 30—70 21 (19—26)	густой 20—80 15—18	рыхлый 15 (10—19)
Asperula odorata	⊗	⦶	⊗	⊗	⦶
Asarum europaeum	⦶	⦶	⊗	⦶	⦶
Pulmonaria obscura	⊗	⊗	⊗	⦶	⦶
Ajuga reptans	×	⦶	×	—	×
Campanula latifolia	—	—	×	×	—
Stachys silvatica	—	—	—	×	×
Festuca silvatica	—	×	×	—	×
Galium triflorum	×	—	—	×	—
Anemone ranunculoides	—	×	—	—	—
Knautia montana	×	—	—	—	—
Mulgedium hispidum	—	—	×	—	—
Polygonatum multiflorum	—	×	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

	Елово-пихтовые леса с ярусом липы, травяные ясминниковые			Липняки травяные	Пихтово-еловые, с липой в подлеске, ясминниковые
Местоположение	Равнинное Молотовское Предуралье	г. Молотов, Липовая гора	Западный склон, Утес, Чусовая, Кормовище	Западный склон, Утес, Кормовище, Янычи	Утес, Нагорная, Кумыш, Шабуничи
Местообитание	Возвышенные места h 150—200	Возвышенное плато	Склоны увалов. Известняки	Склоны увалов и плато. Известняки и пермские глины	Склоны и возвышенности. Известняки. Глины
Corydalis solida		×			
Aegopodium podagraria	⦶	⦶	⦶	⦶	⦶
Viola mirabilis		⦶			
Melica nutans	×	×	⦶	⦶	⦶
Actaea melanocarpa			×		⦶
Paris quadrifolia		×			
Stellaria holostea	×	⦶	⦶	⦶	⦶
» *Bungeana*	×	×	⦶	⦶	×
Orobus vernus	×	⦶	×	×	×
Senecio nemorensis		×	×	×	×
Cinna pendula	×		×	×	×
Milium effusum		⦶	⦶	×	×
Adoxa moschatellina		⦶			
Dryopteris austriaca » *spinulosa*	⦶	⦶	⦶	⦶	⦶
» *filix mas*	×	×	⦶	×	×
Athyrium crenatum			⦶	×	×
» *filix femina*	×		⦶	×	×
Struthiopteris	×		×		
Anemone reflexa		×			
» *altaica*		⦶			
Carex digitata	×	⦶			×
Oxalis acetosella	⊗	⊗	⦶	×	⦶
Dryopteris phegopteris	×			×	
» *Linnaeana*	×	⦶	×		×
Atragene sibirica					×
Majanthemum	⊗	⦶	⦶	×	⦶
Linnaea borealis					×
Trientalis europaea	×		×	×	×
Pirola secunda					×
Lycopodium annotinum				×	
Luzula pilosa		⦶			×
Aconitum excelsum	×	⦶	⦶	×	⦶
Rubus saxatilis	×	×	×		×
Calamagrostis obtusata	×	⦶	×	×	⦶
Equisetum silvaticum	×		⦶	×	
Thalictrum minus		×	×		×
Fragaria vesca		⦶			×
Valeriana wolgensis			×	×	×

Примечание. Таблица синтетических типов лесов, на основе обработки отдельных списков. Значки обозначают обилие и константность: ⊗ — виды константные и массовые; ⦶ — виды константные, но в малом числе экземпляров; × — виды спорадичные.

чего имеем ясминниковые, копытневые или снытьевые ассоциации кисличных темномошников, в которых уже вполне укоренился и хорошо развит весь таежный комплекс, создающий физиономию покрова. Интересно, что во всех ассоциациях тайги с неморальной свитой жестколистные виды таежного комплекса почти отсутствуют, появляясь, повидимому, при еще более глубоком укоренении тайги.

Примером копытневого темномошника может служить лес около станции Григорьевской, расположенный на возвышенном плато с оподзоленной суглинистой почвой (глины казанского яруса).

Древостой из ели с примесью пихты (Е 7; П 3). Высота ели 20 м, диаметр 40—20 см. Полнота леса разная — от 0,8 до 0,5. Верхний полог изрежен выборкой. Подрост из ели и пихты куртинный, но густой и благонадежный. В окнах кусты малины. Моховой покров рыхлый, толщиною в 2—4 см, из смеси *Hylocomium proliferum* —5, *Rhytidiadelphus triquetrus* —4, *Pleurozium Schreberi* — 4—5. Травяной покров низкий, высота его 10 см, густота 40%. Преобладают таежные виды: *Oxalis acetosella* — 5 — 6, *Carex digitata* — 4, *Majanthemum bifolium* —5. Как примеси: *Trientalis europaea, Dryopteris Linnaeana, Dr. phegopteris, Fragaria vesca, Atragene sibirica, Orobus vernus* и, спорадически, *Milium effusum, Cinna latifolia, Dryopteris austriaca*. Характерно наличие обильного копытня —5—6. Другие осколки неморальной свиты редки: *Ajuga reptans, Veronica officinalis, Pulmonaria obscura, Galium triflorum, Chelidonium majus, Dryopteris filix mas, Aegopodium podagraria, Stellaria holostea, Melica nutans*. Спорадически встречается *Asperula odorata*. Липа отсутствует вовсе, очевидно уничтоженная человеком.

Примером снытевого кисличного ельника темномошника с липой в подлеске служит лес около станции Мулянка, расположенный на возвышенном плато. Древостой его Е 7; П 3—2. Много тонкомера пихты и ели. Полнота леса 0,8—0,9. Подрост из ели и пихты куртинный. В подлеске — изредка липа *Lonicera xylosteum* и рябина высотою 1—2 м. Покров леса моховой из смеси тех же мхов, что и в предыдущем примере, с преобладанием *Rhytidiadelphus triquetrus*. Травяной покров редкий, мелкотравный, с преобладанием таежного комплекса: *Majanthemum bifolium, Oxalis acetosella, Carex digitata, Fragaria vesca, Orobus vernus, Luzula pilosa,* и некоторых бетулярных элементов: *Calamagrostis obtusata, Ranunculus borealis* и других. Из видов неморального комплекса обильнее других сныть, имеющая групповое распределение по участку; прочие виды встречаются редко: *Ajuga reptans, Pulmonaria obscura, Asarum europaeum, Stellaria nemorum, St. holostea, Melica nutans, Viola mirabilis, Actaea erythrocarpa*. Ясминник вовсе отсутствовал.

В процессе отаеживания смешанных лесов исчезновение неморальной свиты происходит для отдельных ее видов с разной скоростью.

Brachypodium silvaticum, повидимому, совсем не способен уживаться среди тайги, обнаруживаясь в настоящее время лишь среди северных островов кленово-ильмовых лесов, на хребтах Тарагай и Азям (южнее Нязепетровского завода).

Festuca silvatica, против северных местонахождений которой в пределах Вологодской и Архангельской областей возражал М. М. Ильин, обычна среди широколиственно-хвойных лесов Приуралья, но мало заметна, так как встречается поодиночке, больше среди лесных редин. В подзоне южной тайги овсяница становится редкой. Однако при поисках ее нетрудно найти в количестве нескольких кустов на квартальных просеках и в рединах, среди тайги с липой. *Festuca silvatica* встречается в лесах около станций Шабуничи (Черная речка), Утес, Баская, Чусовая, Кормовище; на Липовой горе вблизи г. Молотова; в лесах западнее г. Красноуфимска; по Михайловскому тракту восточнее завода Артинского; на хребте Тарагай; на Бардымском хребте вблизи станции Арасланово; в елово-пихтовых с ильмом и кленом лесах, по восточному склону гор Юрмы и Таганая. Наконец, крайним северным форпостом ее является остров липы с ильмом над р. Вишерой под Полюдовым хребтом. Крайне интересно, что *Festuca silvatica*, как и ясминник, сохраняется в районе станции Баская, в горных крупнопапоротниковых, суховершинных березово-еловых мелколесьях, на высоте 400 м. В этих условиях она, видимо, сохраняется под защитой мощных снеговых покровов. При столь хорошей сохранности *Festuca silvatica* среди южной и даже средней и горной тайги Приуралья, надо полагать вероятными и ее вологодские местонахождения, где она крайне редка и является отголоском более отдаленной волны широколиственно-хвойных лесов.

Stachys silvatica и *Campanula latifolia* рассеяны среди уральской тайги несколько шире, чем овсяница лесная. Ясминник душистый подолгу удерживается среди травяного покрова лесов Приуралья и встречается даже в горных суховершинных березово-еловых мелколесьях, под защитой крупнопапоротниковых покровов, на высоте 400—450 м, в районе станций Баская, Нагорная, Бисер. При замоховении лесов и исчезновении травяного покрова ясминник быстро исчезает. Восточную границу его на Урале можно провести от станций Нагорная, Баская до станций Пашия, Бисер, Дикая утка, Нязепетровск. На севере Среднего Урала остров ее — под Полюдовым камнем.

Pulmonaria obscura и *Ajuga reptans* имеют примерно эту же восточную границу на Урале. Удерживаются среди кислично-темномошной тайги Урала оба вида долее, нежели *Asperula odorata*.

Более устойчивыми в тайге Урала являются сныть, копытень, *Viola mirabilis, Melica nutans, Actaea spicata*. Все эти виды проникают на восточный склон Урала, обитая как в еловых кисличных лесах, так и в сосновых, на более богатых и мощных суглинистых почвах. Копытень в Зауралье имеет спорадическое, островное распределение. Он спускается с Урала среди еловых лесов Урефской и Нижнетуринской лесных дач, около Баранчи, и встречается в сосновых лесах Билимбаевской, Режевской и Свердловской лесных дач. В Зауралье копытень встречается среди еловых с липой лесов Нейво-Туринского междуречья. Как известно, в Западной Сибири копытень исчезает, встречаясь лишь в числе немногих экземпляров в районе Тобольска и Тары. В бассейне р. Конды *Asarum* отмечен Юдиным, в березняках около д. Черная речка, вблизи острова липняков. В Печорском крае копытень почти не встречается. Наиболее эвритопным является *Aegopodium podagraria*, широко приспособившийся к травянистым сибирским березовым и сосновым лесам.

Такие тенелюбы эвтрофы, как *Cinna latifolia, Milium effusum, Senecio nemorensis, Actaea spicata, Actaea erythrocarpa, Paris quadrifolia*, будучи обычными в покрове широколиственно-хвойных лесов Урала, способны хорошо уживаться в южной тайге его и идут далеко на север, встречаясь среди тайги средней и даже северной. *Cinna* встречена Бронзовым в лесах Березовского приобья. *Milium effusum* встречается в субальпийском поясе Урала, а также среди ивняков из *Salix lanata* в Обдорских тундрах.

Таким образом, на Среднем Урале, в процессе смены широколиственно-хвойных лесов тайгой, мы имеем, как разные стадии этой смены, следующие ассоциации лесов: 1) смешанные леса крупнотравные, с овсяницей лесной; 2) липово-пихтово-еловые леса, крупнопапоротниково-ясминниковые; 3) пихтово-еловые леса с липой в подлеске, темномошно-копытневые; 4) пихтово-еловые леса, с липой в подлеске, темномошно-кисличные. Если в первых ассоциациях преобладает умброфильное крупнотравье и неморальный комплекс, то в третьей имеем смесь таежных элементов с угнетенными неморальными, среди которых заметнее других развит копытень и сныть. В четвертой ассоциации имеем тайгу лишь со следами неморальной свиты. Если на европейском склоне Урала встречаются разные стадии этого процесса внедрения тайги, то на сибирском склоне Урала имеем лишь копытневую ассоциацию тайги с подлеском липы, встречающуюся в лесах Нижнетуринского, Урефского и Баранчинского лесхозов, а также островом появляющуюся среди сосновых лесов Нейво-Туринского междуречья.

При изреживании темнохвойных пологов выборкой, в силу естественного отпада в перестойных лесах, и осветлении широколиственных пород, угнетенных пологом тайги, характерно оживление последних и создание липовых временников, а на юге появление смешанных лиственных лесов с осиной, березой, кленом, ильмом и липой. Вторичные липняки встречены в лесхозах: Чусовском, Кусье-Александровском, Лысьвенском и Кукуштанском. В Лысьвенском лесхозе, вблизи станции Кормовище, липняки получились в результате выборки хвойных, произведенной лет 50 назад, в даче, принадлежавшей раньше Шувалову. Рядом в государственных лесах имеем исходные типы пихтово-еловых с липой лесов.

Леса расположены обычно по склонам увалов и на возвышенном плато, на высоте 150—250 м. Горные породы — известняки карбона, мергеля и пермские глины. Почвы слабо оподзоленные, а южнее — лесостепные.

Древесный полог липняков состоит из липы *Tilia parvifolia*, высотою 12—20 м, диаметром от 20 до 40 см. Единично встречаются ель (старые, иногда очень толстые пни) и пихта. Возобновление — порослью липы; подрост ели и пихты редкий. В подлеске кроме мелкой липы встречаются малина, жимолость красная, спорадически угнетенный ильм, рябина, а около Янычей встречен клен. Моховой покров отсутствует. На почве много отпада листа липы. Травяной покров в густом липняке редкий, в изреженном — гуще. Он имеет покрытие от 20 до 80%, высота его 40—60 см. Состоит из 15—18 видов на ар, среди которых характерны ясминник, медуница, копытень, сныть и, спорадически, другие виды (см. таблицу). Крупные папоротники встречаются спорадически, за исключением *Dryopteris austriaca*, часты звездчатки. Таежные виды почти отсутствуют, редки и лугово-лесные. В липняках предгорий характерны крупнопапоротниковые покровы с аконитом и неморальной свитой.

На Южном (Кыштымском и Златоустовском) Урале, среди ландшафта светлых сосновых и березовых сибирских травяных лесов убежищами для широколиственных пород являются склоны крупных увалов и хребтов, обладающих климатом более влажным, нежели подгорные равнины. Эти увалы, стоящие на пути воздушных течений, конденсируют атмосферную влагу, имеют более высокую относительную влажность воздуха, более частые осадки, более мощные снеговые покровы и сочащиеся по склонам почвенные воды. Увалы несут острова смешанных лесов из ели, пихты, липы, ильма, клена, с овсяницей лесной, ясминником и другими видами неморального комплекса. Таковы леса по склонам гор Таганая и Юрмы. Они расположены на высоте 500—600 м, сменяясь выше горными чернично-папоротниковыми еловыми суховершинными мелколесьями. У подножия гор, в поясе температурных инверсий, возможны острова более северных ельников зеленомошников, а ниже (на высоте 400 м) начинаются сосновые и березовые леса.

Подобные же лесные массивы имеются на более низких увалах Уфалейского Урала, на горах Шигирской (Куватал), Курме, Сове и других.

Интересно отметить присутствие неморальной флоры в сосняках и осинниках гористой части Златоустовского и Кыштымского Урала, где на больших массивных увалах, с повышенной атмосферной влажностью, среди бетулярного крупнотравья, встречаются сныть, ясминник и овсяница лесная. Это говорит о возможном существовании здесь в недавнее время широколиственных пород.

На западных предгорьях Урала встречены кленово-ильмовые леса с *Brachypodium silvaticum*, представляющие собою осколки подобных лесов, описанных Я. Я. Васильевым на увалах в Зилаирском кантоне Башреспублики. Кленово-ильмовые леса хребтов Тарагай и Азям в Ункурдинском лесхозе Нязепетровского района имеют островное расположение среди лесов березовых и сосновых. Местоположение лесов — западные склоны вершин увалов. Почвы их суглинистые, щебневато-суглинистые, лесостепные. В лесах много березы, осины, группы пихт. Полог лесов негустой, видимо нарушенный человеком. Местами большая примесь липы. Ильмы и клены встречаются группами. Подрост и подлесок редкие. Травяной покров густой и высокий из *Aegopodium podagraria, Brachypodium silvaticum, Asperula odorata* с примесью *Festuca silvatica, Stachys silvatica* и других растений неморального комплекса.

Интересно в заключение упомянуть о дубе на Среднем и Северном Урале — островке дуба, сохранившемся до наших дней около с. Шемахи. Современное распространение дуба по северной границе уральского отрезка его ареала представляется в следующем виде. Дуб спорадически встречается около Усть-речки и г. Осы в долине р. Камы, в лесах около д. Байдары, д. Дубровки, с. Богородского, с. Петропавловского, с. Н. Иргины, д. Озерки, д. Мосино и с. Русские Тавры, в Куединском, Щучьереченском и Красноуфимском районах Молотовской и Свердловской областей. Еленовским ошибочно указываются дубы в долине р. Камы южнее г. Молотова. Дубы встречаются против г. Нязепетровска, на Дубовом камне — известняковой скале над р. Уфой. Сюзев, на основании расспросов лесничего Кыштымского лесного округа А. Чернышева, указывает дубы в верховьях р. Ураима и притока ее р. Татышлы, в кварталах 413—426 и 614 Нязепетровского лесничества. Эти кварталы находятся в области вышеописанных хребтов Тарагая и Азяма с островами кленовых и ильмовых лесов. На восточном склоне Среднего Урала дуб отсутствует, но, по данным того же Чернышева, указывается по р. Сак-елге, в кварталах 312—315 и 523—526 Кыштымской дачи (последние цифры, вероятно, ошибочны — надо читать 323—326). Эти кварталы расположены по восточному склону г. Юрмы, среди перехода лесов сосновых в еловые со спорадически встречающимися здесь липой, ильмом и кленом. По нашим наблюдениям, дуб среди подзоны широколиственно-хвойных лесов встречается не часто и является скорее поглощенцем, не вытесненным еще тайгой. В районе д. Дубровки встречен липовый лес с значительными группами крупных дубов, с единичной пихтой и елью. Под лесом обычный для липняка покров снытево-ясминниковый с крупнотравьем. Крайне интересен островок дубравы, находящейся на 5 км западнее с. Шемахи в верховьях р. Дубовки. Он имеет площадь около 20 га, расположен на возвышенном плато, на высоте 300—350 м, и окружен пашнями. Весь район носит отпечаток березовой лесостепи, сжатой в кольце смешанных березово-липово-темнохвойных лесов. Горные породы — известняки карбона. Сверху мощные покровные суглинки. Почва под дубравой серая лесостепная. Дубрава сильно испорчена выпасом скота и утратила нормальный вид. Дубняк молодой, лет 40—50, высота полога 8—10 м. Дубы имеют угнетенный вид, полнота древесного полога невысокая. Всходы дубов не редки, а подроста мало; видимо, он затравливается. Подлеска почти нет. Покров травяной из элементов бетулярного комплекса с примесью растений синантропных, что является результатом выпаса скота. Преобладают сныть — *Aegopodium podagraria, Calamagrostis arundinacea* и *Brachypodium pinnatum*. Встречается местами *Pyrethrum corymbosum*. Всего в покрове до 20 видов.

Вероятными остатками дубравной свиты надо считать *Digitalis ambigua* и *Primula macrocalyx,* широко распространенные среди травяных сосновых и березовых лесов Урала с широты Кунгур — Свердловск.

На основании пыльцевых диаграмм (Герасимов, Генкель, Благовещенский), в пределах Среднего Урала дуб не играл заметно ландшафтной роли, видимо являясь примесью среди липовых лесов, тянувшихся вдоль Урала на север до Камо-Печорского водораздела. На юге, в области островов современной березовой и сосновой лесостепи, территория которой была значительно шире современной, вбирая в себя все современные районы смешанных сосновых и еловых лесов (Ачитское, Киргишанский увал, сосняки Уфалейского, Кыштымского и Свердловского Урала), дубравы, наряду с березовыми и сосновыми колками, имели распространение по возвышенным плато, прерываясь на возвышенных грядах кленово-ильмово-липовыми лесами. Остатком таких дубрав и является дубняк у Шемахи. Дубы переваливали на восточный склон хребта, встречаясь спорадически среди березовой лесостепи Кыштымского и Свердловского Урала, о чем говорит и пыльца дуба, очень редко встречающаяся в торфяниках Свердловского и Кыштымского Зауралья.

Литература

[1] Благовещенский. Растительные остатки в отложениях озер и болот восточного Урала и Зауралья. Рукопись, БИН АН, 1941.— [2] Васильев Я. Я. Естественно-исторический очерк лесов северной части Залаирского кантона Башреспублики. Лесоведение и лесоводство, в. 7, 1929.— [3] Говорухин В. С. Ботанико-географические исследования 1925 г. в бассейне р. Ылыча. Журнал Коми-Му, № 7 (29), 1926.— [4] Генкель А. А. Болота Молотовской области. Рукопись, 1942.—[5] Герасимов Д. А. Геоботанические исследования торфяных болот на Урале. Торфяное дело, № 3, 1926.— [6] Гордягин А. Материалы для познания почв и растительности Западной Сибири. Тр. Общ. ест. Каз. унив., XXXV, в. 2, 1901.— [7] Ильин М. М. Реликтовые элементы широколиственных лесов во флоре Сибири и их возможное происхождение. Проблема реликтов во флоре СССР, в. II, 1938.— [8] Ильин М. М. О реликтовой флоре Южного Урала, 1922.— [9] Коржинский С. Следы древней растительности на Урале. Изв. АН, № 1, 1894.— [10] Коржинский С. Северная граница черноземно-степной области. Тр. Общ. ест. Каз. унив., XXII, в. 6, 1891.— [11] Крашенинников И. М. Основные пути развития растительности Ю. Урала в связи с палеогеографией севера Евразии в плейстоцене и голоцене. Сов. ботаника, № 6—7, 1939.— [12] Крашенинников И. М. Анализ реликтовой флоры Ю. Урала. Сов. ботаника, № 4, 1937.—]13] Клеопов Ю. Д. Реликты во флоре широколиственных лесов Европейской части СССР. Пробл. рел. во флоре СССР, в. II, 1938.— [14] Клеопов Ю. Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов Европейской части Союза. Мат. к истор. флоры и растит. СССР, в. I, 1942.— [15] Крылов П. Н. Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау, 1891.— [16] Крылов П. Н. Материал к флоре Пермской губернии. 1885.— [17] Лавренко Е. М. Лесные реликтовые центры между Карпатами и Алтаем. Ж. Р. Б. О., т. 15, № 4, 1930.— [18] Ланина Л. Б. Флора цветковых и сосудистых споровых растений Печорско-Ылычского заповедника. Тр. Печ.-Ыл. гос. зап., в. III, 1940.— [19] Нестеров Н. Леса Сергинско-Уфалейских горных заводов на Урале. Лесн. журн., XVII, в. 6, 1887.— [20] Никитин Н. А. Очерки флоры Верх-Исетского заводского округа. Зап. УОЛЕ, XXXVI, 1916.— [21] Никитин П. А. Четвертичные семенные флоры берегов р. Оби. Мат. по геол. Зап. Сибири, № 12 (54). 1940.— [22] Пешников В. П. Липа и тополь на крайнем севере Верхотурского уезда. Зап. УОЛЕ, XXXI. 1911.— [23] Сюзев П. В. Северная граница распространения дуба в Пермской губернии. Зап. УОЛЕ, XXX, 1910.— [24] Сюзев П. В. Конспект флоры Урала. 1912.— [25] Сукачев В. Н. История растительности СССР во время плейстоцена. Растительность СССР. I. 1938.— [26] Юдин Ю, П. Распространение и характер произрастания липы в бассейне р. Конды. Геоботаника, № IV (1938), 1940.

K. N. IGOCHINA

Les restes des cénoses forestières au milieu de la taïga de sapins-épicéas de l'Oural Central

Résumé

Les données de l'analyse floristique des cénoses forestières de l'Oural Central nous indiquent le processus de la pénétration du sapin et de l'épicéa dans les formations des latifoliées, et les changements profonds de la végétation, accompagnés de la destruction des groupements némoraux et les différents stades de ces changements. On rencontre en même temps dans la taïga de l'Oural Central des cénoses de latifoliées très stables, sous la forme des forêts de tilleuls avec la suite némorale caractéristique, parmi lesquelles la pénétration des espèces de conifères foncés ne s'est pas produite si énergiquement. Une pareille conservation des cénoses de latifoliées se réalise surtout avec succès sur les chaînes de calcaires au pied de l'Oural, au climat froid et humide de ces leieux avec les précipitations atmosphériques annuelles de 550—650 mm avec gros tapis neigeux, grande humidité atmosphérique et au terrain drainé, mais toujours humide et riche en sols faiblement lessivés.

De pareils refuges des forêts de sapins-épicéas-tilleuls, d'aspérules avec *Festuca silvatica* s'étendent comme une zone presque ininterrompue dès la station Outioss, Tchoussovaïa, usine Koussié-Alexandrowsky. A l'ouest et au sud nous voyons des forêts se rapprochant de la taïga, aux mousses foncées et aspérules situées dans les endroits drainés entre les fleuves des rayons Molotovsky, Chalinsky, Sylvensky de la région de l'Oural, sur les limons de carbonates de l'étage de Koungour. Sur les argiles de l'étage de Kazan, où les change-

ments ont été plus profonds, nous voyons des associations à mousses foncées — *Asarum* et à mousses foncées — *Oxalis* de la taïga de sapins-épicéas, caractéristiques pour la région de la Kama occidentale et pénétrant par langues au sud, le long de l'espace intrafluvial Kama — Toulva, dans la sous-zone des forêts latifoliées-conifères. Sur le versant oriental de l'Oural nous rencontrons seulement des ilots des forêts des sapins à *Asarum* avec épicéa et tilleul entremêlés dans le paysage des forêts mixtes pins-sapins avec bouleaux — forêts de caractère sibérien avec prédominance des éléments du complexe bétulaire et des espèces plus eurithopes du complexe némoral. Le cortège eunémoral proprement dit est, pour ainsi dire, absent dans les forêts du versant oriental de l'Oural.

Un autre refuge de la survivance d'espèces latifoliées présente de grands massifs de hautes collines molles de 600—700 m de hauteur, dans les rayons plus méridionaux de l'Oural (rayons Niazepetrovsky, Kychtymsky). Là, les espèces latifoliées mélangées d'épicéas et de sapins se sont infiltrées dans le paysage des forêts claires de pins et de bouleaux.

Les données de diagrammes de pollen, des tourbières de la région de la Kama (Henkel, Guérassimov) montrent deux ondes de sapin au holocène, après la période des forêts claires de pins et bouleaux, et deux ondes d'espèces latifoliées pendant la dépression du sapin. Les restes de ces ondes sont nos forêts ouraliennes tilleuls-conifères, qui ont été avant des forêts ormes-tilleuls, probablement avec une extension sporadique du chêne parmi ces espèces. Les forêts de tilleuls montaient au nord jusqu'à la ligne de partage des eaux entre la Kama et la Petchora, où elles s'arrêtaient. Leur dernier fragment est composé de tilleul et d'orme avec *Festuca silvatica* sous Polioudovy Kamène. Depuis longtemps, dans la région de Petchora, sur les dépôts fluvioglaciaux, existait le paysage des forêts de bouleaux et ensuite celui des forêts de pins. Les sapinières régnaient dans la région de d'Oural petchorien, plus tard ces sapinières ont été mêlées d'épicéas, oú pendant la période climatique précùdente, le tilleul a commencé d'apparaître sporadiquement: on en trouve les traces dans la tourbière le long de l'Ilytch (Govoroukhyn). L'absence compléte dans la flore de la région de Petchora d'éléments némoraux, excepté les trouvailles isolées d'*Asarum* et d'*Aegopodium*, dans les vallées des fleuves, sur la frontière sud de ce rayon, peut servir de preuve de ce que la dernière onde d'espèces latifoliées n'y a pas pénétré. Probablement l'entrée du tilleul et des éléments qui l'accompagnaient s'effectuait par les vallées des fleuves. Il est aussi possible que leur conservation se prolonge depuis l'époque interglaciaire Riss-Wurms, quand, dans la région de Petchora, se propagaient des forêts de charmes-tilleuls-chênes, dont le pollen a été trouvé dans les tourbières ensevelies du bassin de la rivière Keltma. D'après les géologues ces forêts se rapportent à l'époque interglaciaire Riss-Wurms. L'auteur se croit obligé de nier catégoriquement la possibilité de l'existence du chêne pendant l'holocène dans la région de Petchora, dont on a, soit-disant, trouvé les traces de pollen au fond de la tourbière près de Troitsk-Petchorsky (Govoroukhin). Dans le pays Outre-Oural le rôle d'espèces latifoliées pendant l'holocène a été beaucoup moins important. D'après les données des diagrammes de pollen, pendant la dépression du sapin, a eu lieu quelque accroissement du tilleul. Dans la section entière on rencontre le rare pollen d'aunes et d'ormes, ne dépassant presque pas leur quantité actuelle. Le tilleul, comme à présent, a été une espèce active se propageant parmi les forêts mixtes de bouleaux-pins avec sapins-épicéas. La dissémination du tilleul allait probablement de l'ouest à l'est avec le sapin des forêts des rayons de l'Oural: Ourefsko-Tourinsky, Bissersko-Barantchinsky et Bilimbeievsko-Sverdlovsky. Jusqu'à présent dans les forêts de sapins-épicéas de ces endroits le tilleul, avec son cortège némoral (Bissère: *Asperula* et autres espèces) se conserve par îlots.

Pendant l'holocène, dans l'Oural de Kychtymm le chêne s'est propagé plus à l'orient parmi les forêts bouleaux-pins à tapis herbacé, d'Outre-Oural (forêt-steppique), parce que jusqu'à présent le chêne isolé s'est conservé près du pied oriental de la montagne Journa, le long de la rivière Ssak-Elgué.

ТОМ 28 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1943 № 4
TOME 28 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1943 № 4

Н. Я. КАЦ

На пути к познанию структуры лесных фитоценозов

(Получено 28. III. 1943)

I

В настоящей статье автор, в результате детального экологического анализа взаимоотношений компонентов травянистого покрова лесов, приходит к выводам, важным в смысле познания и объяснения структуры лесных фитоценозов. Углубленный анализ видов, слагающих растительный покров, и последующий синтез, ведущий к пониманию закономерностей сложения фитоценозов,— таков путь, которым идет возникшее полтора десятилетия назад новое фитоценологическое направление, последователем которого является автор, неоднократно высказывавший устно и в печати свои взгляды. Основное положение этого направления — вид является ключом к познанию фитоценоза — стоит в известном противоречии с установками господствующих в настоящее время фитоценологических школ, которые до сих пор подходят к фитоценозу, как к чему-то монолитному, целостному, образованию sui generis, обладающему особыми качествами и познаваемому как единый объект. Вывод, к которому приходит здесь автор, что виды в фитоценозе группируются в общем на основании их экологической близости, противоречит в значительной мере глубоко укоренившемуся и в значительной степени априорному представлению, что фитоценоз — объединение видов, по преимуществу экологически разноценных, и что эта разноценность целесообразна с точки зрения уменьшения конкуренции между видами. Это представление до сих пор фигурирует даже в последних учебных руководствах (В. Алехин, 1938, стр. 119—120; он же, см. Курс ботаники М. Голенкина, Л. Курсанова и др., т. II, 4-е изд., 1940, Учпедгиз, стр 292 и 295; В. Сукачев, 1938, стр. 39). Попутно автор хотел бы подчеркнуть, как в результате детального анализа и статистической обработки чисто описательного материала можно притти к выводам, представляющим общий интерес. В настоящей статье даются выводы более общего характера. Детальный анализ взаимоотношений между отдельными видами, а также оценка роли фактора конкуренции в структуре фитоценозов будут даны во второй части работы.

Материал для настоящей статьи доставили описания квадратных площадок, главным образом размером в 1 м², в небольшой части — в 4 м². Описания были сделаны в хвойных лесах центральной части Европейской СССР. Всего было обработано статистически свыше 1400 описаний пробных площадок. Из них свыше 1000 было сделано лично автором, остальные М. С. Хомутовой и в небольшой части А. А. Урановым, любезно передавшими автору свой материал. Недостаток места не позволяет привести здесь весь достаточно обширный цифровой материал. По этой же причине пришлось отказаться от анализа взаимоотношений между отдельными видами, а также от описания ассоциаций и типов лесов и физико-географических особенностей изученных районов. Ниже приводится лишь краткая характеристика этих типов.[1]

---

[1] Некоторое представление о лесах Горьковской области дают статьи ряда участников Нижегородской геоботанической экспедиции (см. «Производит. силы Нижегор. губ.», вып. 9 и 13, 1928 и 1929, затем статьи Д. Аверкиева, 1935; А. Смирновой, 1936).

Описания были сделаны в Московской области (б. Дмитровский и Ленинский уу.) в 1925—1926 гг. и в Горьковской области (б. Семеновский и Красно-Баковский уу.) в 1927—1928 гг. Эти описания принадлежат автору. Описания М. С. Хомутовой из б. Ветлужского у. Горьковской обл. сделаны в 1929 г. Описания А. А. Уранова из Лысковского у. той же области.

1. Лишайниковый тип. Сюда принадлежат сосновые боры, часто с более или менее сплошным покровом из *Cladonia silvatica* и *Cl. rangiferina*. В травяно-кустарничковом ярусе господствуют брусника, вереск, реже другие виды, а часто этот ярус вовсе отсутствует. Описания из Семеновского, Ветлужского, Лысковского уу. Всего 90 площадок.

2. Мшистый тип. Сосновые, сосново-еловые, редко еловые леса без травяно-кустарничкового яруса с сплошным моховым покровом из *Pleurozium Schreberi*, реже *Hylocomium proliferum*. Описания из Лысковского, Ветлужского, Дмитровского, главным же образом из Ленинского у. Всего 128 площадок.

3. Брусничный тип. Сосняки и сосново-еловые, реже еловые леса. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует брусника. Сплошной моховой покров из *Pleurozium*, реже из *Hylocomium proliferum*. Всего 189 площадок.

4. Черничный тип. В древесном ярусе доминирует или ель, или сосна с елью, гораздо реже сосна, в кустарничковом ярусе — черника, в сплошном моховом покрове — *Pleurozium* и *Hylocomium proliferum*. Изредка под черникой имеется еще ярус майника или кислицы. Редко в этих лесах появляется еще подлесок из липы и даже орешника. Этот тип представлен двумя сериями площадок: 168 из Семеновского, Красно-Баковского и в небольшой части Лысковского уу. и 164 из Дмитровского и Ленинского уу.

5. Кисличный тип. В древесном ярусе чаще доминирует ель, реже ель и сосна вместе, редко одна сосна. В травянистом покрове господствует кислица, иногда вместе с майником или с ярусом черники над нею. Довольно часто подлесок из рябины, липы. Мхи — *Hylocomium proliferum*, несколько реже *Pleurozium* — образуют сплошной ковер или же растут отдельными дернинами. Описания из Семеновского и Красно-Баковского уу. Всего 211 площадок.

6. Майниковый тип. Господствует ель, иногда с сосной вместе; нередко подлесок из липы. В травянистом покрове доминирует майник, иногда вместе с кислицей или под более высоким ярусом черники. *Hylocomia* образуют сплошной ковер или растут пятнами. Описания из Семеновского и Красно-Баковского уу., всего 78 площадок.

7. Широкотравный тип. В древостое всегда доминирует ель. Иногда под ней второй ярус из широколиственных, главным образом клена. Обычен подлесок из липы, реже — рябины. В травянистом покрове доминируют растения с широкими листьями (широкотравие), *Mercurialis, Asarum, Pulmonaria, Asperula odorata, Anemone nemorosa*, а из узколистных *Stellaria holostea, Carex pilosa*. Моховой покров обычно очень слабо развит. Эти ельники близки к *Piceeta composita* В. Сукачева (1928). Описания из Семеновского и Красно-Баковского уу. Всего 125 площадок.

Типы 1—7 образуют экологический ряд по возрастанию богатства почвы.

8. Серия в 150 площадок №№ 34—240 из б. Ветлужского у. включает довольно разнородный материал. Это ельники, обычно с липовым подлеском и чаще с господством в верхнем ярусе травостоя *Equisetum pratense*, а иногда *Aspidium spinulosum*, во втором ярусе *Pulmonaria* или *Asperula* и кислицы в нижнем.

9. Серия в 184 площадки (№№ 4 — 255) из б. Ветлужского у. относится к ельникам, в основном к кисличникам, нередко с значительным участием широкотравья.

Приведенные выше типы леса объединяют значительное число ассоциаций, выделенных на основании господствующих (по степени покрытия) в каждом ярусе видов — травянистых и кустарничков. Тот же принцип доминирующих видов положен и в основу типов. По этим видам составлены и названия типов. Отдавая предпочтение видам нижних ярусов, а не древесным породам, автор следует в общем А. Каяндеру. Однако, несмотря на сходство зачастую в названиях, содержание типов в понимании автора существенно отличается от типов А. Каяндера (A. Cajander, 1909; A. Cajander und J. Ilvessalo, 1921) и позднейших авторов (ср. например V. Kujala, 1929).

Методика работы

Способ обработки материала, как оказалось, имеет большое значение, почему на этом вопросе надо остановиться более подробно. В основу анализа статистического материала положено изучение сопряженной встречаемости[1] видов. Сопряженность видов можно выразить разными способами. Казалось бы наиболее простым вычислять процент площадок (по отношению к общему числу их), на которых два вида встречены совместно. Так, если два вида встретились совместно на 15% всех площадок, а два других — на 5% площадок той же серии, то можно предположить, что сопряженность первой пары видов больше, чем второй. Однако этот способ не годится, так как в этом случае не оценивается степень частоты (встречаемости) видов в данном типе. Поэтому правильнее будет учитывать степень сопряженности, вычисляя, какой процент составляют площадки, где оба вида присутствуют совместно, к общему числу площадок, где зарегистрирован каждый из двух видов. Пусть в данном типе вид a встретился совместно с видом b на n площадках, а всего он был отмечен на m площадках. Тогда сопряженная встречаемость вида b по отношению к виду a, выраженная в процентах, $= \frac{n \cdot 100}{m}$. Этим способом выражал раньше степень сопряженности автор этой статьи (N. Katz, 1930). В основном пользовался им и I. Iversen (1936). Однако этот способ неудобен тем, что сопряженная встречаемость пары видов, как это легко заметить, выражается двумя разными числами, или, иначе говоря, встречаемость вида a по отношению к виду b будет иная, чем вида b по отношению к a. Вследствие этого мы этим способом не можем получать средних чисел, характеризующих отношение одного вида к целому ряду видов или одной группы видов к другой, что является весьма большим неудобством. Поэтому при установлении сопряженности следует делить сопряженную встречаемость, вычисленную указанным выше способом, на процент встречаемости данного вида в данном типе. Этим способом мы здесь и пользовались. Полученные величины мы будем называть *коэффициентом сопряженности*. Следовательно, коэффициент сопряженности двух видов выражается формулой: $\frac{n \cdot 100}{m \cdot p}$, или, что то же, $\frac{n \cdot 100}{m_1 \cdot q}$, где n — число площадок, где оба вида отмечены совместно, m и m_1 — число площадок, где оба вида зарегистрированы в данном типе порознь, а p и q — встречаемость каждого вида в данном типе в процентах. При таком способе вычисления мы имеем возможность не только сравнивать коэффициенты для разных видов в пределах данного типа, но и в разных типах, а также сравнивать среднюю сопряженность отдельных видов и групп их в пределах одного, а также и различных типов, чего мы не могли сделать, сравнивая сопряженную встречаемость видов, вычисленную по первому способу. Кроме того величины коэффициентов меньше и поэтому более удобочитаемы, легче могут быть объяснены и к тому же делают классификацию отношений между видами более легкой и понятной.

Разделение растений на экологические группы

Одной из основных задач, которые ставил перед собой автор, было вычисление сопряженности между видами с разной степенью экологической близости. Для этой цели выбрано было 44 вида. В это число вошли почти все доминирующие и имеющие значительную константность виды описанных выше типов лесов, кроме немногих широко распространенных мхов и очень немногих представителей влаголюбивого широкотравья (некоторые папоротники, хвощи и др.), которые предположено вовлечь в статистическую обработку позднее. Ввиду сказанного можно считать подмеченные здесь закономерности не случайными, а характерными и существенными для изученных фитоценозов. Эти виды травяно-кустарничкового яруса были разделены на экологические группы по степени требовательности к почве, так как фактор богатства почвы играет весьма важную роль в распределении лесных растений, так же как и типов леса (см. выше). Экологические группы видов выделены главным образом на основании наблюдений в поле, а также и литературных данных, правда довольно разрозненных и часто косвенных. В пределах возможности была использована и зарубежная литература. Эти группы следующие:

---

[1] Правильнее говорить о сопряженной константности. Однако термин «встречаемость» более понятен, почему мы его в дальнейшем и будем употреблять.

1. Наиболее требовательные виды, дающие максимум встречаемости в широкотравных ельниках, в условиях наиболее богатой почвы. Большинство этих видов имеет широкие листья,— отсюда название «широкотравье». Сюда относятся[1] *Aconitum excelsum* Rchb. *, *Adoxa moshatellina* L.*, *Aegopodium Podagraria* L.*, *Anemone nemorosa* L.*, *Asarum europaeum* L.*, *Asperula odorata* L.*, *Carex pilosa* Scop.*, *Cinna latifolia* Griseb., *Circaea alpina* L., *Dryopteris filix mas* (L.) Schott*, *Festuca silvatica* Vill.*, *Galeobdolon luteum* Huds.*, *Hepatica nobilis* Garc., *Mercurialis perennis* L.*, *Milium effusum* L.*, *Orobus vernus* L.*, *Paris quadrifolia* L.*, *Pulmonaria officinalis* L.*, *Stachys silvatica* L.*, *Stellaria nemorum* L., *Stellaria holostea* L.*. *Viola mirabilis* L.*, *Viola umbrosa* Fr.

Звездочкой отмечены виды, встречающиеся в дубравах. Многие из них весьма обычны здесь и часто доминируют. Такие виды, как *Aegopodium, Milium, Carex pilosa, Asarum, Orobus vernus, Stellaria holostea, Viola mirabilis,* распространены очень широко, от самых южных дубрав (см. Г. Гроссет, 1928, 1930), до самых северных, будучи и для них весьма характерными (П. Смирнов, 1930, стр. 25)[2].

Приуроченность этих видов к дубнякам указывает на их эвтрофность, так же как их отношение к реакции почвы. *Adoxa, Aegopodium, Mercurialis, Viola mirabilis* — растения нейтральной, а иногда и щелочной почвы, с значением pH обычно 7—8 (F. Chodat, 1924; O. Linstow, 1929; C. Olsen, 1923). *Aegopodium, Mercurialis, Pulmonaria* в буковых лесах южной Швеции субнитрофилы (B. Lindquist, 1931); *Asarum* и *Paris* — требовательные виды (В. Сукачев, 1927; 1938), так же как и *Mercurialis* (H. Walter, 1927, стр. 166) и *Aegopodium* (V. Kujala, 1929). Те же *Asarum* и *Orobus vernus* предпочитают известковую почву (O. Linstow); последний вид, а также *Hepatica, Pulmonaria,* по указанию некоторых авторов, известколюбивы (J. Braun-Blanquet und Rübel, цит. по T. Lippmaa, 1938). *Stachys silvatica* в дубняках Южной Швеции — эвтрофный вид (F. Hård av Segerstad, 1928). *Stellaria holostea* в Эстонии несколько известколюбива (T. Lippmaa). Противопоказания имеются для *Carex pilosa;* в Германии ее считают растением, избегающим извести (O. Linstow).

Дубравные виды, из которых большинство обычно, впрочем, также и в ельниках, составляют основное ядро этой экологической группы. К ним присоединяются некоторые типичные виды ельников, приуроченные опять-таки к богатым почвам,— *Cinna, Circaea alpina, Stellaria nemorum* и некоторые другие.

2. Ко второй группе принадлежат менее требовательные растения хвойных лесов с максимумом встречаемости (в Горьковской области) в кисличном типе: *Oxalis Acetosella* L., *Majanthemum bifolium* DC, *Luzula pilosa* Willd., *Pirola secunda* L., *Trientalis europaea* L., *Carex digitata* L. Эти виды — постоянные спутники кислицы, почему мы и называем их «группой кислицы». Эта группа менее монолитна экологически, чем первая. Так, *Luzula* в Московской обл. имеет очень высокую встречаемость в черничном типе, намечая, отчасти, вместе с *Pirola secunda*[3], переход к менее требовательной группе черники. *Carex digitata,* наоборот, тяготеет к первой группе видов, являясь наиболее требовательной среди группы кислицы. Некоторые авторы (З. Смирнова, 1928, стр. 195) причисляют эту осоку к представителям широколиственных лесов. А. Ильинский (1921) считает *Luzula, Trientalis* и *Majanthe-*

---

[1] Названия авторов приводятся лишь здесь, в дальнейшем опущены. Для экономии места там, где это не возбуждает недоразумений, приводятся лишь родовые названия растений.

[2] В. Алехин дает несколько иной список широко распространенных дубравных видов (Г. Вальтер — В. Алехин, 1936, стр. 492).

[3] *Pirola secunda* В. Сукачев (1938, стр. 137) указывает для почв не столь уже бедных, но упоминает ее вместе с черникой и брусникой.

тит коренными элементами ассоциации *Oxalis* под Ленинградом. *Oxalis* — растение плодородной почвы (В. Сукачев, 1929, 1938; V. Kujala, 1925—1926), так же как и *Majanthemum* (В. Сукачев, l. с.; A. Cajander, 1909—1910, стр. 8). Еловые леса с обилием обоих видов в Финляндии приурочены к наиболее богатым почвам (A. Cajander, l. с.). Однако *Trientalis*, по мнению некоторых,— растение бедных почв (В. Сукачев, l. с.) с низким pH (C. Olsen, 1923). *Pirola secunda*, по мнению В. Сукачева (l. с.), растет на довольно бедных почвах, как черника и брусника, а по F. Hård av Segerstad (1928), это прямо олиготрофный вид. Но в Горьковской области встречаемость как *Trientalis*, так и *Pirola secunda*, наибольшая в кисличном типе.

3. К третьей группе черники принадлежат, кроме нее самой, ее обычные спутники в наших хвойных лесах: *Linnaea borealis* L., *Goodyera repens* R. Br., *Melampyrum pratense* L., *Vaccinium Vitis idaea* L., *Lycopodium annotinum* L., мхи *Hylocomia* и их обычные спутники из *Bryales*[1]. Эти виды, собственно, следовало бы разделить на две группы, чего не сделано в целях упрощения дела. Брусника и *Melampyrum*, в отличие от остальных, более требовательных видов,— черничной группы в узком смысле слова,— дают максимум встречаемости в брусничном типе. Бóльшую требовательность черники, по сравнению с брусникой, отмечают A. Cajander (1909—1910), V. Kujala (l. с.) и H. Gams (цит. по H. Walter, l. с., стр. 363). Оба наиболее

---

[1] Все эти мхи ведут себя вполне закономерно. Однако они не подвергнуты статистической обработке, так как в некоторых типах регистрировались недостаточно полно.

ТАБЛИ

Сопряженность видов

Число площадок	1	4	16	96	46	10	19	2	77	8	10	4	10
	Aconitum excelsum	*Adoxa*	*Aegopodium*	*Anemone nemorosa*	*Asarum*	*Asperula odorata*	*Carex pilosa*	*Circaea alpina*	*Hepatica nobilis*	*Milium effusum*	*Orobus vernus*	*Paris*	*Pulmonaria officinalis*
Aconitum excelsum	—	0	0	2.11	4.64	0	11.18	0	2.74	26.37	21.10	0	21.10
Adoxa	0	—	9.9	1.10	0	5.27	0	52.75	0	0	0	0	15.82
Aegopodium	0	9.9	—	1.52	2.00	3.97	2.78	13.29	0.70	1.65	0	3.14	3.97
Anemone nemorosa	2.11	1.10	1.52	—	1.24	1.30	1.50	2.11	1.35	0.55	1.10	1.10	1.75
Asarum	4.64	0	2.00	1.24	—	2.32	1.69	0	1.50	1.73	3.67	2.32	3.21
Asperula odorata	0	5.27	3.97	1.30	2.32	—	1.12	0	0.55	0	0	0	6.33
Carex pilosa	11.18	0	2.78	1.50	1 69	1.12	—	0	1.73	1.39	3.32	2.80	4.45
Circaea alpina	0	52.75	13.29	2.11	0	0	0	—	0	0	0	0	21.10
Hepatica nobilis	2.74	0	0.70	1.35	1.50	0,55	1.73	0	—	0.34	2.11	1.37	1.10
Milium effusum	26.37	0	1.65	0.55	1.73	0	1.39	0	0.34	—	2.63	0	2.63
Orobus vernus	21.10	0	0	1.10	3.67	0	3.32	0	2.11	2.63	—	5.28	6.33
Paris	0	0	3.14	1 10	2 32	0	2.80	0	1.37	0	5.28	—	5.28
Pulmonaria officinalis	21.10	15.82	3.97	1.75	3.21	6.33	4.45	21.10	1.10	2.63	6.33	5.28	—
Stellaria holostea	0	1.48	1.51	1.05	1.08	1.35	1.35	1.48	0.90	0.95	1.08	0.78	1.20
Viola mirabilis	35.23	0	2.19	1.46	3.00	0	3.69	0	1.84	4.41	10.55	17.56	7.03
Viola umbrosa	0	26.37	6.58	1.10	1.14	0	0	26.37	0.70	0	0	0	5.28
Среднее	*8.30*	*7.53*	*3.54*	*1.37*	*1.96*	*1.48*	*2.44*	*7.81*	*1.14*	*2.85*	*3.84*	*2.64*	*7.11*
Carex digitata	0	0.68	0.84	0 91	1.05	0.80	0.91	0	1.18	1.00	0.93	0.32	0,40
Luzula pilosa	1.48	0.36	0.74	1.12	0.93	0.59	1.33	0	1.01	0.55	1.03	1.10	0.89
Majanthemum	1 05	1.16	1 14	1.00	0.91	1.14	1.14	1.16	0.93	1.14	0.91	1.16	1,14
Oxalis	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
Pirola secunda	2.74	0	1.00	1.33	1.16	0.53	1.12	0	1.87	0.34	1.60	1.31	0,80
Trientalis	1.69	1.22	1.62	0.91	0.68.	1.14	1.20	1.58	0.72	1.41	0.65	1.62	1.14
Среднее	*1.33*	*0.74*	*1.05*	*1.03*	*0.95*	*0.87*	*1.12*	*0.63*	*1.12*	*0.93*	*1.01*	*1.10*	*0,87*
Goodyera repens	0	0	0.74	0.87	0.51	1.18	0.61	0	0.91	0	0	0	1.18
Linnaea borealis	3.38	0	0.63	0.57	0.82	1.01	0.89	0	0.21	0.84	1.01	0.84	0.68
Lycopodium annotinum	0	0	0	2.11	0	0	0	0	2 74	0	0	0	0
Melampyrum pratense	9.49	0	0.61	1.39	0.63	0	1.01	0	1.24	1.18	0.95	0	1.92
Vaccinium myrtillus	0	0	0.49	0.97	1.43	1.53	0	0	0.55	0.97	0.40	0	1.56
Vaccinium vitis idaea	0	0	0.55	0.46	0 57	0	0	0	0.23	1.10	0	0	0
Среднее	*2.11*	*0*	*0.50*	*1.05*	*0.65*	*0.63*	*0.42*	*0*	*0.97*	*0.68*	*0.40*	*0.15*	*0.89*

распространенных кустарничка этой группы — черника и брусника — общепризнанные ацидофилы [pH обычно ниже 4 по C. Olsen, l. c.; M. Katilainen, 1928, стр. 52—53 и по O. Linstow, l. c. избегают извести, так же как и по данным C. Schroeter (1908, стр. 177)]. Приуроченность брусники и черники к кислым почвам, возможно, связана с постоянным присутствием у них эндотрофной микоризы, развивающейся лишь на кислых почвах (В. Мак-Дуголл, 1935, стр. 82).

Melampyrum pratense, наиболее олиготрофный вместе с брусникой член черничной группы, указывается как растение кислой почвы (H. Walter, l. c.). *Linnaea*, повидимому, наиболее требовательный член этой группы,— ее максимум встречаемости, вероятно, в майниковом типе, т. е. в условиях более богатой почвы, чем почва черничников (впрочем, для майникового типа у нас недостаточно описаний). *Goodyera* дает максимум также в майниковом типе. Это, может быть, также не случайность. Для Финляндии ее оптимум отмечается в типе *Myrtillus* и *Oxalis* — *Myrtillus* (V. Kujala, l. c.).

4. К четвертой группе относятся виды, свойственные сосновым борам с очень бедными почвами, а также прогалинам, опушкам и полянам этих боров: *Calluna vulgaris* (L.) Hull., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Campanula rotundifolia* L., *Carex ericetorum* Pall, *Cytisus ruthenicus* Fisch., *Festuca ovina* L., *Hieracium Pilosella* L., *Lycopodium complanatum* L., *Pulsatilla patens* (L.) Mill. Эта группа в дальнейшем называется группой вереска. Ведущее растение этой группы — вереск, по указанию многих исследователей, растение олиготрофное, показатель бедных песчаных почв (H. Walter,

ЦА 1

в кисличном типе

140	6	4		158	142	185	211	79	130		18	62	1	22	54	24	
Stellaria holostea	*Viola mirabilis*	*Viola umbrosa*	Среднее	*Carex digitata*	*Luzula pilosa*	*Majanthemum*	*Oxalis*	*Pirola secunda*	*Trientalis*	Среднее	*Goodyera repens*	*Linnaea borealis*	*Lycopodium annotinum*	*Melampyrum pratense*	*Vaccinium myrtilus*	*Vaccinium vitis idaea*	Среднее
0	35.23	0	*8,30*	0	1.48	1.05	1.00	2.74	1.69	*1.33*	0	3.38	0	9.49	0	0	*2.11*
1,48	0	25.37	*7.53*	0.68	0.35	1.16	1.00	0	1.22	*0.74*	0	0	0	0	0	0	*0*
1.31	2.19	6.58	*3.54*	0.84	0.74	1.14	1.00	1.00	1.62	*1.05*	0.74	0.63	0	0.61	0.49	0.55	*0.50*
1.05	1.45	1.10	*1,37*	0.91	1.12	1.00	1.00	1.33	0.91	*1.03*	0.87	0.57	2.11	1.39	0.97	0.46	*1.05*
1.08	3.00	1.14	*1.96*	1.05	0.93	0.91	1.00	1.16	0.68	*0.95*	0.51	0.82	0	0.63	1.43	0.57	*0.65*
1.35	0	0	*1.18*	0.80	0.59	1.14	1.00	0.53	1.14	*0.87*	1.18	1.01	0	0	1.56	0	*0.63*
1.35	3.69	0	*2.44*	0.91	1.33	1.14	1.00	1.12	1.20	*1.12*	0.61	0.89	0	1.01	0	0	*0.42*
1.48	0	23.37	*7.81*	0	0	1.16	1.00	0	1.58	*0.63*	0	0	0	0	0	0	*0*
0.90	1,84	0,70	*1.14*	1.18	1.01	0.93	1.00	1.87	0.72	*1.12*	0.91	0,21	2.74	1.24	0.55	0.23	*0.97*
0,95	4.41	0	*2.85*	1.00	0.55	1.14	1.00	0.34	1.41	*0.93*	0	0.84	0	1.18	0.97	1.10	*0.68*
1.05	10.53	0	*3,84*	0.93	1.03	0.91	1.00	1.60	0.65	*1.01*	0	1.01	0	0.95	0.40	0	*0.40*
0.78	17.56	0	*2.64*	0.32	1.10	1.16	1.00	1.31	1.62	*1.10*	0	0.84	0	0	0	0	*0.15*
1.20	7.03	5.28	*7.11*	0.40	0.89	1.14	1.00	0.80	1.14	*0.87*	1.18	0.68	0	1.92	1.56	0	*0.89*
—	0	1.14	*1.01*	1 10	1.00	1.08	1.00	0.82	1.03	*1.00*	0.51	0.98	1.47	0.42	0.63	0.19	*0.70*
0	—	0	*5.80*	0.68	1.22	0.78	1.00	1.33	1.10	*1.01*	0	1.69	0	1.58	0	0	*0.55*
1.14	0	—	*6.69*	1.01	0.38	0.84	1.00	0.70	1.20	*0.84*	0	0.84	0	0	0	0	*0.15*
1.01	*5.80*	*6.69*	*4.09*	*0.74*	*0.87*	*1.03*	*1.00*	*1.03*	*1.18*	*0.97*	*0.40*	*0.34*	*0.40*	*1.29*	*0.57*	*0.19*	*0.61*
1.10	0.68	1.01	*0.74*	—	1.01	1.01	1.00	1.12	0.89	*1.01*	0 59	0.93	0	0.61	0.84	0 38	*0.57*
1.00	1.22	0.38	*0.87*	1.01	—	0.97	1.00	1 18	0.93	*1.01*	0 90	1.22	1.48	1.41	1.14	0.93	*1.18*
1.08	1.78	0.84	*1.03*	1.01	0.97		1.00	0.93	1.03	*1.00*	0.89	1.03	1.05	0.89	1.03	0.90	*0.97*
1.00	1.00	1.00	*1.00*	1.00	1.00	1.00	—	1.00	1.00	*1.00*	1.00	1,00	1.00	1.00	1.00	1.00	*1.00*
0.82	1.33	0.80	*1.03*	1.12	1.18	0.93	1.00	—	0.80	*1.01*	1.62	0.30	0	1.45	0.59	0.68	*0.78*
1.09	1.10	1.20	*1.18*	0.89	0.93	1.03	1.00	0.80	—	*0.93*	1.18	1.10	1.60	1.48	0.90	1.35	*1.35*
1.00	*1.01*	*0.84*	*0.97*	*1.01*	*1.01*	*1.00*	*1.00*	*1.01*	*0.93*	*0.99*	*1.03*	*0.93*	*0.89*	*1.14*	*0.93*	*0.87*	*0.97*
0.51	0	0	*0.40*	0.59	0.90	0 89	1.00	1 62	1.18	*1.03*	—	1.33	0	2.13	1.73	4.39	*1.92*
0.93	1.69	0.84	*0.84*	0.93	1.22	1.03	1.00	0.30	1.10	*0.93*	1.33	—	0	0.63	1.71	2.13	*1.16*
1.47	0	0	*0.40*	0	1.48	1.05	1.00	0	1.69	*0.89*	0	0	—	0.50	0	0	*1.90*
0.42	1.58	0	*1.29*	0.61	1.41	0.89	1.00	1.45	1.48	*1.14*	2.13	0.63	9.50	—	0.72	2.00	*3.00*
0,63	0	0	*0.57*	0.84	1.14	1.03	1.00	0.59	0.90	*0.93*	1.73	1.71	0	0.72	—	2.59	*1.35*
0.19	0	0	*0.19*	0.38	0.93	0.90	1.00	0.68	1.35	*0.87*	4.39	2.13	0	2.00	2.59	—	*2.22*
0.70	*0.55*	*0.15*	*0.61*	*0.57*	*1.18*	*0.97*	*1.00*	*0.78*	*1.35*	*0.97*	*1.92*	*1.16*	*1.90*	*3.00*	*1.35*	*2.22*	*1.92*

l. c.; O. Linstow, l. c.; A. Cajander, 1909—1910; C. Schroeter, l. c. и др.), притом растение бедных известью или вовсе лишенных ее почв, кальцефоб (H. Walter, l. c.; O. Linstow, l. c. и др.). *Antennaria dioica* также олиготрофное растение, показатель бедных почв (H. Walter, C. Schröeter, также А. Шенников, 1938, стр. 488; И. Карасев, И. Минина, Л. Раменский, С. Смелов и др., 1941). Такие же указания имеются и для *Festuca ovina*[1] (А. Шенников, l. c., стр. 487). Ее преобладание на лугах с бедной почвой отмечают И. Карасев, И. Минина Л. Раменский и др. (l. c.), а также Ю. Цингерлинг (1934, стр 206), который отмечает на этих почвах также *Antennaria dioica, Hieracium Pilosella*[2] и иногда *Carex ericetorum*. Последняя указывается как растение песчаных почв (O. Linstow, l. c.). Есть указания на кальцефобность *Lycopodium complanatum* (O. Linstow, l. c.). Противопоказания имеются для *Viola arenaria*; в северной и восточной Европе она почвоиндифферентна, в Альпах же предпочитает известь (O. Linstow, l. c.)

Сопряженность видов в разных экологических группах

В прежней своей работе автор пришел к выводу, что в различных растительных формациях близкие экологически виды встречаются преимущественно на одних и тех же пробных площадках, а экологически различные врозь (N. Katz, 1930, стр. 318). Это положение подтвердилось и на настоящем материале, притом в форме закономерности более общего характера и более четко формулированной. За недостатком места приведем коэффициенты сопряженности между всеми изученными растениями полностью лишь для одного кисличного типа (табл. 1). В этом типе виды широкотравья имеют между собой весьма высокий коэффициент сопряженности. Коэффициент между широкотравьем и группой кислицы оказывается в четыре с лишним раза меньше, а коэффициент между широкотравьем и группой черники почти в семь раз меньше. В группе черники внутригрупповой коэффициент сопряженности вдвое выше, чем коэффициент между этой группой и группой кислицы, и в три с лишним раза выше, чем коэффициент между группой черники и группой широкотравья. Оставляя пока

ТАБЛИЦА 2

Внутригрупповые и межгрупповые коэффициенты сопряженности в различных типах лесов

Группы	Типы									
	Черничный тип Моск. обл.	Черничный тип Горьк. обл.	Кисличный тип	Майниковый тип	Площадки №№ 4—255	Широкотравный тип	Площадки №№ 34—240	Брусничный тип	Мшистый тип	Лишайниковый тип
Широкотравья	39.36	7.76	4.09	2.05	1.62	1.12	1.03	—	—	—
Широкотравья и кислицы	2.48	2.74	0.97	1.11	1.03	0.96	1.00	—	—	—
Кислицы	1.46	1.96	0.99	0.90	0.98	1.30	1.08	18.37	4.98	—
Кислицы и черники	0,97	0.94	0.97	0.92	1.16	—	—	3.74	1.66	—
Черники	1.00	1.01	1.92	1.33	1.44	—	—	1.13	1.46	0.90
Широкотравья и черники	0.26	0.49	0.61	0.30	0.63	—	—	—	—	—
Вереска	—	—	—	—	—	—	—	3.99	3.90	1.95
Вереска и кислицы	—	—	—	—	—	—	—	—	0.26	—
Вереска и черники	—	—	—	—	—	—	—	0.57	0.76	0.98

---

[1] Впрочем, *Festuca ovina* все же более требовательна, чем большинство видов этой группы (см. И. Карасев, И. Минина и др.).

[2] Это растение указывается как характерное для бедных почв И. Карасевым, И. Мининой и др. (l. c.)

в стороне поведение группы кислицы (об этом см. ниже), мы можем сделать вывод, что *близкие экологически виды* (т. е. виды одной группы) *более сопряжены друг с другом, чем экологически различные* (т. е. виды различных групп) *и что коэффициент сопряженности тем больше, чем ближе по своей экологии виды* (*или группы*). Это положение подтверждается и сводкой табл. 2.

Из таблицы видно, что внутригрупповые коэффициенты сопряженности, как правило, выше межгрупповых, а коэффициенты между группами тем выше, чем ближе экологически между собой группы. Так, коэффициент сопряженности внутри группы широкотравья колеблется от 40 до 1, между этой группой и наиболее близкой к ней группой *Oxalis* — от 2.74 до 0.96, а между той же группой и наиболее удаленной от нее экологически группой черники — от 0.63 до 0.26 и т. д. Общий вывод из сказанного тот, *что виды в фитоценозах группируются в основном по их экологической близости*.

Сопряженность видов и встречаемость

Положение, что экологически близкие виды тесно сопряжены между собой, а экологически различные лишь слабо или вовсе не сопряжены, правильно лишь в общих чертах и не раскрывает деталей явления. Дальнейший анализ вскрывает глубокую зависимость между сопряженностью и встречаемостью. Проследим сначала эту зависимость внутри каждой экологической группы по всем типам лесов (табл. 3, 4, 5, 6).

Из табл. 3—6 видно, что при наибольших значениях коэффициента сопряженности встречаемость наименьшая. С уменьшением коэффициентов встречаемость довольно плавно возрастает. Однако при значениях встречае-

ТАБЛИЦА 3

Средняя сопряженность и встречаемость видов в группе широкотравья по разным типам

	Черничный тип Моск. обл.	Черничный тип Горьк. обл.	Кисличный тип	Майниковый тип	Площадки №№ 4—255	Широкотравный тип	Площадки №№ 34—240
Средний коэффициент сопряженности . . .	39.36	7.76	4.09	2.05	1.62	1.12	1.03
Средняя встречаемость, в %	1.8	5.0	13.0	10.1	21	32	42

ТАБЛИЦА 4

Средняя сопряженность и встречаемость видов в группе кислицы по разным типам

	Брусничный тип	Мшистый тип	Черничный тип Горьк. обл.	Черничный тип Моск. обл.	Широкотравный тип	Площадки №№ 34—240	Площадки №№ 4—255	Кисличный тип	Майниковый тип
Средний коэффициент сопряженности	18.37	4.98	1.96	1.46	1.30	1.08	0.98	0.99	0.90
Средняя встречаемость, в %	3.06	7.4	25.0	32.0	42	58	67	71.5	58

ТАБЛИЦА 5

Средняя сопряженность и встречаемость видов в группе черники по разным типам

	Кисличный тип	Мшистый тип	Площадки №№ 4—255	Майниковый тип	Брусничный тип	Черничный тип Горьк. обл.	Черничный тип Моск. обл.	Лишайниковый тип
Средний коэффициент сопряженности	1.92	1.46	1.44	1.33	1.13	1.01	1.00	0.90
Средняя встречаемость, в % . .	17	32	21	40.3	50.8	51	49	40.8

ТАБЛИЦА 6

Средняя сопряженность и встречаемость видов в группе вереска по разным типам

	Брусничный тип	Мшистый тип	Лишайниковый тип
Средний коэффициент сопряженности	3.99	3.90	1.95
Средняя встречаемость, в % .	5.9	2.4	21.2

мости порядка от 40 до 50% и выше падение коэффициента прекращается, и он стабилизируется при значениях, близких к единице. Объяснение этого явления будет дано ниже. Те же отношения существуют и между отдельными видами и всей экологической группой в целом. Особенно четко проявляется обратная зависимость между коэффициентом сопряженности и встречаемостью в группе широкотравья (табл. 7). Стабилизация коэффициента сопряженности при высоких значениях встречаемости наблюдается и здесь. Интересно отметить, что зависимость сопряженности и встречаемости лучше прослежи-

ТАБЛИЦА 7

Встречаемость и сопряженность между видами широкотравья и всей группой широкотравья[1] по разным типам

		Черничный тип Моск. обл.	Черничный тип Горьк. обл.	Майниковый тип	Кисличный тип	Площ. №№ 4—255	Широкотравный тип	Площ. №№ 34—240
Aegopodium	Коэффициент сопряженности .	—	7.79	3.84	3.54	1.51	1.26	1.05
	Встречаемость, в %	—	3.6 (*5.1*)	2.6(*11.3*)	7.6(*14.0*)	*40* (19)	*47* (31)	*76* (40)
Asarum	Коэффициенг сопряженности .	57.40	9.81	—	1.96	1.49	1.15	1.05
	Встречаемость, в %	0.6 (*2.1*)	*6,5* (4.7)	—	*22* (13)	*33* (20)	*64* (30)	*50* (41)
Asperula odorata	Коэффициент сопряженности .	—	5.93	4.84	1.48	1.47	1.01	1.04
	Встречаемость, в %	—	1.2 (*5,4*)	5.1 (*10.9*)	5.0 (*14*)	20 (*21*)	51 (*31*)	*85* (39)
Pulmonaria	Коэффициент сопряженности .	—	11.59	—	7.11	1.90	1.05	1.05
	Встречаемость, в %	—	3.6 (*5.1*)	—	5 (*14*)	*27* (20)	*66* (30)	*81* (39)
Stellaria holostea	Коэффициент сопряженности .	32.80	7.06	2.90	1.01	1.05	1.01	1.04
	Встречаемость, в %	*3.0* (1.5)	*9.5* (4.3)	*28* (7.1)	*65* (10)	*59* (18)	*82* (29)	*84* (39)
Viola mirabilis	Коэффициент сопряженности .	—	—	—	5.80	1.58	1.20	0.88
	Встречаемость, в %	—	—	—	3.0 (*14*)	6.5 (*22*)	28 (*32*)	14 (*44*)
Viola umbrosa	Коэффициент сопряженности .	—	—	0.59	6.68	1.47	1.40	1.01
	Встречаемость, в %	—	—	1.3 (11.5)	1.9 (*14*)	*35* (20)	18 (*32*)	*77* (40)
Adoxa	Коэффициент сопряженности .	—	—	—	7.53	—	1 32	1.02
	Встречаемость, в %	—	—	—	1.9 (*14*)	—	15 (*32*)	*44* (42)
Orobus vernus	Коэффициент сопряженности .	—	9,19	—	3,84	1.97	1.21	1.14
	Встречаемость, в %	—	3.0 (5.1)	—	4.7 (*14*)	13 (*22*)	11 (33)	11 (*44*)

---

[1] Цифры перед скобками — здесь и в других таблицах — встречаемость видов; цифры в скобках — средняя встречаемость всей группы. Подчеркнуты курсивом наибольшие числа.

вается, если брать цифры наибольшей встречаемости (курсив в табл. 7—9), безразлично, идет ли речь о встречаемости данного вида или средней встречаемости всей группы в целом (сравнить, например, данные для *Orobus, Viola mirabilis, Stellaria,* табл. 7, и для *Carex digitata* и *Pirola secunda,* табл. 8).

ТАБЛИЦА 8

Встречаемость и сопряженность между видами группы кислицы и всей группой кислицы по разным типам

		Брусничный тип	Мшистый тип	Черничный тип Горьк. обл.	Черничный тип Моск. обл.	Широкотравный тип	Площадки №№ 34—240	Площадки №№ 4—255	Кисличный тип	Майниковый тип
Carex digitata	Коэффициент сопряженности	—	8.79	2.70	1.82	1.34	1.14	1.01	1.01	0.84
	Встречаемость, в %	—	0.8 (*8.8*)	8.3 (*28*)	37 (*38*)	35 (*43*)	33 (*65*)	63 (*68*)	*75* (71)	31 (*63*)
Luzula pilosa	Коэффициент сопряженности	10.75	1.36	2.00	1.0	1.66	1.20	1.05	1.01	0.84
	Встречаемость, в %	*4.2* (2.8)	*23.4*(4.2)	*3.4* (23)	*79* (23)	13 (*48*)	45 (*62*)	*69* (60)	67 (*72*)	58 (58)
Majanthemum	Коэффициент сопряженности	15.87	7.64	1.83	1.61	1.11	1.0	1.01	0,99	1.0
	Встречаемость, в %	*3.2* (3.0)	5.5 (*7.8*)	*43* (21)	28 (*33*)	*78* (35)	*87* (51)	*98* (62)	*88* (68)	*100*(49.5)
Oxalis	Коэффициент сопряженности	12.0	1.61	2.28	1.48	1.02	1.02	0.99	0.99	1.12
	Встречаемость, в %	*5.3* (2.5)	7.0 (*7.5*)	*26* (25)	*48* (29)	*66* (37)	*99* (48)	*95* (62)	*100* (66)	*80.8* (53)
Pirola secunda	Коэффициент сопряженности	28.20	6.85	1.54	1 34	1.57	—	0.86	1.01	0.65
	Встречаемость, в %	1.6 (*3.4*)	4.7 (*8.0*)	6.5 (*28*)	13 (*36*)	10 (*48*)	—	16 (*78*)	37 (*78*)	3.8 (*69*)
Trientalis	Коэффициент сопряженности	24 39	3.61	1.80	1.53	1.09	1.05	0.90	0.93	0.96
	Встречаемость, в %	1.1 (*3.6*)	3.1 (*8.3*)	*31* (24)	23 (*34*)	*50* (40)	*29* (66)	*63* (68)	62 (*73*)	*74* (56)

ТАБЛИЦА 9

Встречаемость и сопряженность между видами группы черники и всей группой черники по разным типам

		Кисличный тип	Площадки №№ 4—255	Мшистый тип	Майниковый тип	Лишайниковый тип	Черничный тип Московской области	Брусничный тип	Черничный тип Горьковской обл.
Linnaea	Коэффициент сопряженности	1.16	1.58	1.49	1.05	—	1,25	1.27	0.79
	Встречаемость, в %	*29* (14)	*53* (*11*)	0.8 (*40*)	*54* (37)	—	27 (*66*)	7.4 (*65*)	22 (*58*)
Vaccinium Myrtillus	Коэффициент сопряженности	1 35	1.82	1.19	1.37	—	1.00	1.44	1.00
	Встречаемость, в %	*26* (14)	*24* (20)	*48* (28)	*45* (38)	—	*100* (48)	30 (*58*)	*100* (35)
Vaccinium vitis idaea	Коэффициент сопряженности	2.22	—	1.39	1.45	0.90	0.97	1.0	1.02
	Встречаемость, в %	11 (*19*)	—	27 (*33*)	*58* (3[illegible])	38 (*43*)	*85* (51)	*100* (34)	*82* (43)
Goodyera repens	Коэффициент сопряженности	1.92	1.23	1.11	1.43	—	1.05	—	1.13
	Встречаемость, в %	8.5 (*19*)	4.9 (*27*)	*52* (27)	13 (*47*)	—	*62* (57)	—	11 (*60*)
Melampyrum pratense	Коэффициент сопряженности	2.99	1.10	0.52	1.31	0.90	0.56	0.79	1.11
	Встречаемость, в %	10 (*19*)	3.3 (*27*)	31.5 (*32*)	32 (*42*)	*43* (38)	16 (*68*)	*66* (46)	37 (*54*)

Стабилизация коэффициента на значениях, близких к единице, при высоких значениях встречаемости, отмеченная выше, прослеживается и здесь. Несколько менее четкая, но все же ясная связь между встречаемостью и сопряженностью существует и в группе кислицы (табл. 8). И здесь весьма ясно видно, что при высоких значениях встречаемости рост коэффициента останавливается обычно на значениях, близких к единице.

В группе черники (табл. 9) более отчетливую связь между сопряженностью и встречаемостью показывают черника и *Goodyera*. Брусника и *Melampyrum* дают, как обычно, резкий скачок коэффициента сопряженности при наименьшей встречаемости, при других же значениях последней зависимости между встречаемостью и сопряженностью не наблюдается. Для *Linnaea* связь между обеими величинами вовсе отсутствует.

Рассмотрим теперь соотношения между различными экологическими группами. Если мы возьмем резко различные по своей экологии группы, то отчетливой связи между встречаемостью и сопряженностью обнаружить не удается (табл. 10).

ТАБЛИЦА 10

Средняя встречаемость и сопряженность между группой широкотравья и группой черники по разным типам

	Площадки №№ 4—255	Кисличный тип	Черничный тип Горьковской области	Майниковый тип	Черничный тип Московской области
Средний коэффициент сопряженности	0.63	0.61	0.49	0.30	0.26
Средняя встречаемость группы широкотравья	21	13	5	10	18
Средняя встречаемость группы черники, в %	21	17	51	40	49

Не удается установить этой связи и для других резко разнящихся по своей экологии групп, как для групп черники и вереска. Этих данных мы не приводим из-за экономии места. Попутно отметим низкие значения коэффициента сопряженности между подобными гетерогенными группами (см. об этом ниже). При анализе отношений между более близкими экологически группами, в частности между группами широкотравья и кислицы, намечается обратная зависимость между сопряженностью и встречаемостью, подобная той, которую мы установили для видов, принадлежащих к одной и той же экологической группе. Однако эта зависимость здесь не так отчетливо выражена (табл. 11). Стабилизация коэффициента на величине, близкой к единице, при высоких степенях встречаемости имеет место и здесь. Следует отметить, что соотношения сопряженности и встречаемости между разными экологическими группами весьма сложны. Они требуют специального изучения и, повидимому, более обширного материала.

ТАБЛИЦА 11

Средняя встречаемость и сопряженность между группой широкотравья и группой кислицы по разным типам

	Черничный тип Горьк. обл.	Черничный тип Моск. обл.	Майниковый тип	Площадки №№ 4—255	Площадки №№ 34—240	Кисличный тип	Широкотравный тип
Средний коэффициент сопряженности	2.74	2.48	1.11	1.03	1.00	0.97	0.96
Средняя встречаемость, в %: Группа широкотравья . .	5.0	1.8	10	21	42	13	32
Средняя встречаемость, в %: Группа кислицы	25	32	58	67	58	71.5	42

Коэффициент сопряженности и характеристика экологических групп

Величины коэффициента сопряженности варьируют от значений >1 до нуля. Смысл этих значений следующий:

1. Коэффициент >1 показывает, что вид (или группа видов) чаще встречается вместе с другим видом, чем в данном типе вообще, а следовательно, чаще, чем на площадках, где его спутник отсутствует. Это — положительная сопряженность («положительная сопряженная константность», N. Katz, l. c.).

2. Коэффициент $=1$. Это значит, что данный вид встречается с другим видом так же часто, как и без него, и так же часто, как в данном типе вообще. Это — отсутствие сопряженности, индифферентные отношения.

3. Коэффициент <1. Он показывает, что данный вид встречается вместе с другим видом реже, чем без него, а также реже, чем в данном типе вообще. Это — отрицательная сопряженность («отрицательная сопряженная константность», N. Katz, l. с.).

4. Коэффициент $=0$. Два вида не встречаются вместе. О нулевом коэффициенте можно говорить лишь при наличии достаточного материала. У нас нулевые коэффициенты дают чаще редкие виды, что указывает на недостаток материала.

1. Группа широкотравья наиболее монолитна экологически. Наибольшие значения коэффициента здесь выше, чем в других группах. Внутригрупповые средни еобычно не бывают меньше единицы (табл. 3), межвидовые средние тоже редко ниже. Следовательно, отношения между видами — от резко положительной сопряженности до индифферентности. *Anemone, Hepatica, Carex pilosa, Stellaria holostea* имеют низкий коэффициент сопряженности с другими видами группы. Это — уклоняющиеся по своей экологии виды. Группа широкотравья ближе всего к группе кислицы. Межгрупповые коэффициенты этих групп колеблются от 2.74 до 0.96. Это — отношения положительной сопряженности до индифферентности. Средние межвидовые коэффициенты обычно выше единицы, редко ниже, причем не падают обычно ниже 0.80. Группа широкотравья отрицательно сопряжена с экологически далекой группой черники. Межгрупповые коэффициенты всегда (табл. 10), а межвидовые за редкими исключениями значительно меньше единицы.

2. Группа кислицы. Средние внутригрупповые коэффициенты от 18.37 до 0.90 (табл. 2), межвидовые — от 28.20 до близких к единице, редко ниже (табл. 8). Следовательно, отношения между видами — положительно сопряженные до индифферентных, реже слабо отрицательных. Отношения к группам черники и широкотравья у разных видов группы кислицы не одинаковы. *Carex digitata,* как отмечалось, экологически тяготеет к широкотравью. Коэффициенты ее с этой группой обычно больше единицы, редко ниже (до 0.72), с группой же черники сплошь ниже (0.85—0.37). *Luzula,* мало требовательный вид (см. выше), тяготеет к группе черники, коэффициенты 2.60—0.97, в среднем 1.28, с группой же широкотравья — 2.12—0.62 (в среднем 1.05). Другие виды группы кислицы в общем одинаково относятся к группам черники и широкотравья. Эти отношения — от положительных до нейтральных, редко слабо отрицательных. С группой вереска сопряженность резко отрицательная, или коэффициент равен 0.

3. Группа черники. Внутригрупповые, так же как и междувидовые коэффициенты — от значений больших единицы до близких к единице, редко немного ниже. Лишь у *Melampyrum,* намечающей переход к более олиготрофной группе вереска, коэффициент часто бывает значительно ниже единицы. К группе кислицы виды группы черники относятся различно. Наиболее эвтрофная *Linnaea* тяготеет к группе кислицы,— ее коэффициент от 10.5 до 0.93 (в среднем 2.70). Остальные виды дают нижние значения коэффициента 0.70—0.60, т. е. отрицательно сопряжены с группой кислицы. *Melampyrum,* экологически наиболее далекая от этой группы, имеет коэффициент от 1.16 до 0.45 (в среднем 0.86). Это — резко отрицательная сопряженность.

4. Группа вереска экологически весьма обособлена. Она отрицательно сопряжена с группами и кислицы и черники. С группой же широкотравья группа вереска вместе обычно не встречается (коэффициент равен 0).

Экологический смысл зависимости между сопряженностью и встречаемостью

Чем больше встречаемость видов данной группы, тем меньше их коэффициент сопряженности (см. выше). Каковы причины этого? Малая встречаемость — причина неблагоприятных условий. Так, встречаемость эвтрофного широкотравья в черничниках не велика. Экологическая амплитуда и пространственная возможность этой группы здесь сужена, виды как бы сгруживаются на немногих площадках в наиболее благоприятных условиях и отсутствуют на остальных. Их общая встречаемость в данном типе гораздо меньше совместной. Отсюда — большой коэффициент сопряженности (табл. 2).

В широкотравных ельниках в благоприятных эдафических условиях встречаемость группы широкотравья резко возрастает, экологическая амплитуда и пространственная возможность расширяются, растения заполняют все местообитания, расходятся более или менее равномерно почти по всем площадкам. Их совместная встречаемость близка к встречаемости в данном типе вообще. Поэтому коэффициент близок к единице, а отношения между видами становятся индифферентными. Коэффициент сопряженности даже для редких видов близок к единице, так как его величина определяется видами с большой встречаемостью, а не с низкой. Переход от положительной сопряженности к индифферентным отношениям, по мере возрастания встречаемости, проявляется и между видами экологически близких групп. Так, в кисличном типе виды группы кислицы в среднем распределены индифферентно не только по отношению друг к другу, но и по отношению к группам черники и широкотравья. Коэффициент сопряженности остается всюду одинаковым, близким к единице (табл. 1). Группа кислицы теряет свою экологическую обособленность и обезличивается. Лишь резко экологически обособленные группы (например группы черники и широкотравья) при всех условиях остаются отрицательно сопряженными.

Выводы можно формулировать следующим образом.

1. Основная масса видов травяно-кустарничкового яруса в хвойных лесах группируется в фитоценозах в зависимости от степени экологической близости, причем здесь имеются в виду более или менее сходные требования растений к почвенным условиям.

2. Близкие экологические виды, т. е. относящиеся к одной и той же экологической группе, в общем или сгруппированы вместе, т. е. на одних и тех же пробных площадках, или распространены более или менее индифферентно друг к другу, иначе говоря — встречаются одинаково часто как совместно друг с другом, так и врозь. В первом случае их коэффициенты сопряженности больше единицы (иногда в несколько десятков раз), во втором — они близки к единице. В первом случае мы говорим о положительной сопряженности, во втором — об индифферентных или нейтральных отношениях. Величина коэффициента сопряженности может быть в общем мерилом экологической близости между видами.

3. Резко различные экологически виды, относящиеся к резко отличающимся по своей экологии группам (например, группа широкотравья и группа черники), встречаются в самых разных типах леса по преимуществу врозь, т. е. на площадках, где отсутствуют виды другой экологической группы, виды данной группы встречаются чаще, чем на площадках, где растения другой группы присутствуют. Следовательно, резко отличные по своей экологии виды связаны отрицательной сопряженностью, а коэффициент сопряженности между подобными видами меньше единицы.

4. Виды, относящиеся к более близким экологически группам (например, группа широкотравья и группа кислицы), в ряде случаев относятся друг к другу подобно видам одной и той же экологической группы.

5. Между частотой встречаемости видов одной и той же группы, а отчасти и близких групп и коэффициентом сопряженности этих видов

существует обратная зависимость. Наименьшей встречаемости соответствуют наибольшие значения коэффициента, а наибольшей — значения, близкие к единице. Это объясняется тем, что в тех типах, где виды данной группы встречаются часто, почвенные условия для них всюду благоприятны, они распределяются всюду более или менее равномерно и, следовательно, индифферентно друг к другу. В типах же леса, где почвенные условия вообще неблагоприятны, растения встречаются редко, группируясь вместе на тех площадках, где эти условия наиболее благоприятны.

6. Господствующее представление, что фитоценоз есть сочетание по преимуществу экологически разнородных, взаимно дополняющих друг друга элементов, является в значительной степени априорным и далеко не всегда правильным. Основная масса видов в лесных фитоценозах, притом видов, господствующих и наиболее частых, принадлежит к одной и той же экологической группе. Так, в широкотравных ельниках господствует широкотравье, относящееся к одной экологической группе, в ельниках кисличниках — группа кислицы, опять-таки объединяющая близкие экологически виды. В каждом из рассмотренных здесь типов виды, резко отличные экологически от видов господствующей в данном типе экологической группы, находятся в меньшинстве, т. е. имеют малое покрытие и встречаемость. Они не дополняют экологически господствующую группу, а, наоборот, держатся обособленно (и притом вместе) там, где условия для них наиболее благоприятны и где набор видов господствующей группы наименее полный.

Литература

[1] Д. Аверкиев, Растительный покров Окско-Волжского нагорья. Уч. зап. Горь. к унив., вып. I, 1935.— [2] В. Алехин, География растений. Москва, Учпедгиз, 1938 — [3] В. Вальтер — В. Алехин. Основы ботанической географии. М.— Л., Гос. изд. биол. и мед. лит., 1936.— [4] Г. Гроссет. Материалы по изучению лесов Воронежской губ., 1. Леса б. Валуйского у., Тр. Научно-исслед. инст. при Ворон. унив., № 2, Воронеж, 1928.— [5] Г. Гроссет. Лес и степь в их взаимоотношениях в пределах лесостепной полосы Восточной Европы. Изд. Облплана ЦЧО. Воронеж, 1930.— [6] А. Ильинский. Материалы к познанию растений окрестностей Петергофа. Тр. Петрогр. общ. естествоисп., т. LII, вып. 1—8, 1921.— [7] В. Мак-Дуголл. Экология растений, перев. с англ., М., 1935.— [8] В. Ногтев. Растения как ориентировочные показатели обеспеченности почвы известью. Нижегор. краев. изд-во, 1932.— [9] Предварительные отчеты о работах Нижегор. геоботанич. экспед. в 1927 г., Производ. силы Нижегор. губ., вып. 9, 1928 (ряд статей).— [10] Предварительные отчеты о работах Нижегородской геоботанической экспедиции в 1928 г. Там же, вып. 13, 1929.— [11] Сенокосы и пастбища (И. Карасев, И. Минина, Л. Раменский, С. Смелов, И. Папенкин). Сельхозгиз, 1941.— [12] А. Смирнова. К вопросу о структуре еловых лесов Приветлужья. Уч. зап. Горьк. унив., вып. 5, 1936.— [13]. З. Смирнова, Лесные ассоциации с.-з. части Ленинградской области. Тр. Петерг. ест.-научн. инст., № 5, 1928.— [14] П. Смирнов. Флора и растительность Центрально-промышленного района. Мат. к позн. фауны и флоры СССР, нов. сер., отд. ботанич., вып. 1/IX/.М., 1940.— [15] В. Сукачев. Краткое руководство к исследованию типов лесов, 1927.— [16] В. Сукачев. Руководство к исследованию типов лесов, М.— Л., Сельхозгиз, 1930.— [17] В. Сукачев и др. Дендрология с основами лесной геоботаники, 2-е изд., 1938.— [18] Курс ботаники (М. Голенкин, Л. Курсанов, К. Мейер, В. Алехин и др.), т. II, изд. 4-е. Учпедгиз, 1940.— [19] Ю. Цинзерлинг. География растительного покрова Северо-Запада Европейской части СССР. Тр. Геоморфол. инст., сер. физ.-геогр., вып. 4. Изд. АН СССР, Л., 1934.— [20] А. Шенников. Луговая растительность СССР. Растительность СССР, т. I. 1938. Изд. АН СССР. М. 1938.— [21] A. Cajander. Ueber Waldtypen, Fennia, 28, № 2, Helsingfors 1909—1910,— [22] A. Cajander und J. Ilvessalo. Ueber Waldtypen, II, Fennia, 43, № 3, Helsingfors, 1921.— [23] F. Chodat. La concentration en ions hydrogène du sol et son importance pour la, constitution des formations végétales, Univer. de Génève. Inst. de Botanique, X-e Série, Fasc. VII. Génève, 1924.— [24] F. Hård av Segerstad, Autökologische Studien im nordwestlichen Teile der Eichenregion Schwedens, I, Sv. Botanisk Tidskrift, B. 22, H. 1—2, 1928.— [25] J. Iversen. Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. Kopenhagen, 1936.— [26] N. Katz. Die grundlegenden Gesetzmässigkeiten der Vegetation und der Begriff der Assoziation. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, B. 18, H. 2, Breslau, 1930.— [27]. M. Kotilainen. Untersuchungen über die Beziehung zwischen der Pflanzendecke der Moore und der Beschaffenheit besonders des Reaktion des Torfbodens, Wissensch. Veröffentlichungen des Finn. Moorkulturvereins, № 7, Helsinki, 1928.— [28] V. Kujala. Untersuchungen über die Waldvegetation in Sud- und Mittelfinnland, I. Communic. Instit. Quaest. forestal. Finl. editae 10, 1925—26.— [29] V. Kujala. Untersuchungen über Waldtypen in Petsamo. Ibidem, 13, 1929.— [30] B. Lindquist. Den skandinawska Bakskogens Biology. Svens. Skogsvordsföreningens Tidskrift, H. 3,

1931.— [31] O. Linstow. Bodenanzeigende Pflanzen. Abhandl. d. Preuss. Geol. Landesanst., N. Folge, H. 114, 2-te Aufl. Berlin, 1929.— [32] T. Lippmaa. Areal und Altersbestimmung einer Union (*Galeobdolon — Asperula — Asarum*— U.), Acta Instit. et Horti Botan. Univ. Tartuensis, v. VI, Fasc. 2, Tartu, 1938.— [33] C. Olsen. Studies on the hydrogenion concentration of the soil and its significance to the vegetation especially to the natural distribution of plants. Compt. Rend. trav. Labor. Calsberg, 15, № 1, Copenhague, 1923.— [34] C. Schroeter, Das Pflanzenleben der Alpen, Zürich, 1908.— [25] H. Walter. Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Jena, 1927.

N. J. KATZ

Sur la voie de la connaissance de la structure des cénoses forestières

Résumé

L'auteur a étudié au point de vue statistique 1400 descriptions des carrés d'essai d'un m^2 de surface. Ces descriptions se rapportent aux neuf types des forêts de conifères, généralement de la région de Gorki (ancien gouvernement de Nijni-Novgorod) et en partie de la région de Moscou. Il a étudié la connexité entre les composants les plus essentiels de l'étage herbo-fruticuleux de ces forêts. L'auteur a étudié en tout plus de 50 espèces. Le présent travail contient les données sur 44 espèces. Pour ces espèces on a calculé les coefficients de connexité. L'auteur a établi que les espèces écologiquement proches (au point de vue de leurs exigences envers les conditions du sol) possèdent tantôt une haute connexité entre elles (leur coefficient de connexité est sensiblement plus haut que l'unité); tantôt ces espèces sont distribuées d'une façon plus ou moins indifférente (leur coefficient est proche de l'unité). Le premier cas est observé quand la fréquence d'espèces n'est pas grande et la distribution, indifférente a lieu dans le cas où la fréquence est considérable. Les espèces nettement différentes au point de vue écologique se rencontrent séparément, c'est-à-dire habituellement sur différents carrés d'essai. Leur connexité est négative et leur coefficient est inférieur à l'unité.

Dans différentes phytocénoses forestières le noyau principal d'espèces, de plus, largement répandues et se rencontrant en masse, appartient au même groupe écologique. Les espèces nettement différentes du noyau principal au point de vue écologique, se trouvent en minorité, c'est-à-dire ont une fréquence et un recouvrement peu élevés. Ces espèces se tiennent de préférence ensemble (c'est-à-dire sur les mêmes carrés d'essai) et de plus là, où l'assemblage d'espèces du groupe dominant est moins complet. Il s'ensuit que contrairement à l'opinion dominante, que la phytocénose est composée généralement d'espèces écologiquement hétérogènes, se complétant réciproquement, elle se compose en général des espèces écologiquement proches; les espèces nettement différentes, au point de vue écologique, non seulement ne complètent pas celles qui forment le noyau principal, mais au contraire semblent les éviter.

Ответственный редактор акад. В. Л. Комаров

Подписано в печать 9.VII. 1943 г. Л28424 $2\frac{3}{4}$ печ. л.
6,5 уч.-издат. л. Тираж 1 200 экз. Цена 6 руб. Заказ № 330

18-я тип. треста «Полиграфкнига», Москва, Шубинский, 10